EXPERIMENTELLE ANALYSE DES VERHALTENS DES KLEINEN MAULBRÜTERS PSEUDOCRENILABRUS MULTICOLOR (CICHLIDAE, TELEOSTEI) BEIM LAICHAKT

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard–Karls–Universität
zu Tübingen

vorgelegt
von

WOLFGANG MROWKA
aus Regensburg

1978

1977

78 69

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41523719_0030

EXPERIMENTELLE ANALYSE DES VERHALTENS DES KLEINEN MAULBRÜTERS PSEUDOCRENILABRUS MULTICOLOR (CICHLIDAE, TELEOSTEI) BEIM LAICHAKT

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard–Karls–Universität
zu Tübingen

vorgelegt
von

WOLFGANG MROWKA
aus Regensburg

1978

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 27. Oktober 1977

Dekan:	Professor Dr. K.P. Hadeler
1. Berichterstatter:	Professor Dr. H.M. Peters
2. Berichterstatter:	Professor Dr. F.P. Möhres

FOTO - SCHNELLDRUCK vorm. Frau Elly Huth . Inh. Hans - Joachim Köhler . 74 TÜBINGEN . Neue Strasse 11

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

I. Einleitung 1

II. Material und Methoden 4

1. Versuchstiere, allgemeine Versuchsbedingungen .. 4
2. Versuchsbecken 5
3. Männchenattrappen 7
4. Registrierung des Verhaltens 8
5. Statistische Methoden 9

III. Ergebnisse 11

1. Die Struktur des Laichaktes 11
1.1. Vorbemerkungen 11
1.1.1. Die Balz 11
1.1.2. Der Laichakt 12
1.2. Einleitende quantitative Untersuchungen des Laichaktverlaufs auf der Basis verschieden grosser Zeitintervalle 15
1.2.1. 5 min-Intervalle 16
1.2.2. 2o s-Intervalle 18
1.3. Die Periodizität des Ablaichverhaltens und Korrelationen zwischen den Verhaltensweisen der Partner 19
1.4. Der Laichakt als Abfolge von Laichsequenz und Laichpause 24
1.4.1. Definition von Laichsequenz und Laichpause 24
1.4.2. Nähere Charakterisierung der Laichsequenz 26
1.4.3. Nähere Charakterisierung der Laichpause 28
1.4.3.1. Männchen 28
1.4.3.2. Weibchen 31
1.4.4. Schema der Grundstruktur 32
1.5. Wechselseitige Stimulation der Partner 33
1.5.1. Anregung des Weibchens durch das Männchen 33

Seite

1.5.2. Die Bedeutung der Reaktionsbereitschaft des Weibchens 34

1.5.3. Zur Spezifität der T-Stellung des Männchens als auslösende Bedingung 37

1.5.4. Anregung des Männchens durch das Weibchen 39

2. Die Kopplung der Eiaufnahme zur Brutpflege an den Laichakt 40

2.1. Vorbemerkungen 40

2.2. Das Brutpflegeverhalten des Weibchens während des Laichaktes als Ergebnis einer Umstimmung 40

2.3. Direkte Kopplung der Umstimmung an den Laichakt 44

2.4. Zeitliche Beziehungen der Umstimmung zur Abfolge von Laichsequenz und Laichpause 50

2.5. Irrelevanz der Besamensbewegung des Männchens und des Maulstösselns des Weibchens ... 55

2.6. Bedingungen für die Aufrechterhaltung der Brutpflegebereitschaft 60

2.6.1. Die Bedeutung des Ablaichverhaltens ... 60

2.6.2. Die Bedeutung der Eiaufnahme 63

2.7. Ergänzende Beobachtungen über das Behalten fremder Eier im Maul 65

3. Die Selektivität bei der Aufnahme von Eiern in das Maul 66

3.1. Die Unterscheidung vom Weibchen selbst abgelaichter Eier und angebotener Fremdeier 66

3.1.1. Vorbemerkungen 66

3.1.2. Anwesenheit von Eiern im Maul als Vorbedingung der Unterscheidung 67

3.1.3. Unabhängigkeit der Unterscheidung vom Zeitpunkt der Reaktion auf die Eier 70

3.1.4. Das Alter der Eier als massgebende Bedingung der Unterscheidung 74

3.2. Altersunabhängige Eigenschaften der Eier als Bedingungen für ihre Aufnahme in das Maul 77

4. Das Verhalten des Männchens gegenüber Eiern 80

Seite

IV. Diskussion 82

1. Die Struktur des Laichaktes 82
2. Die Kopplung der Eiaufnahme zur Brutpflege an den Laichakt 85
3. Zum Problem der Evolution des Verhaltens von P.multicolor als Maulbrüter 89

V. Zusammenfassung der Ergebnisse 93

VI. Literaturverzeichnis 96

I. EINLEITUNG

Bei den Cichliden lassen sich hinsichtlich der Brutpflegeform zwei grosse Gruppen unterscheiden: die Substratbrüter kleben ihre Eier während des Ablaichens auf eine Unterlage und befächeln das Gelege bis zum Schlüpfen der Larven. Die Maulbrüter nehmen ihr Gelege während oder nach dem Ablaichen ins Maul und behalten es darin, bis die Jungen die Schwimmfähigkeit erlangt haben. Bei beiden ethologischen Gruppen werden die freischwimmenden Jungen noch eine Zeit lang betreut und gegen Feinde verteidigt.

Es gilt als sicher, dass die Maulbrüter von substratbrütenden Vorfahren abstammen (MYERS 1939, LOWE 1959, WICKLER 1962, HEINRICH 1967). Vor allem die Existenz von funktionslosen Rudimenten larvaler Haftorgane bei allen bisher untersuchten Maulbrüterarten (PETERS 1965, ARNOLD u.a. 1968, PETERS in Vorber.) weist darauf hin. In einer Reihe von Arbeiten sind daher verschiedene Aspekte der Morphologie und Ethologie beider Gruppen mit dem Ziel untersucht worden, die Evolution vom Substratbrüter zum Maulbrüter besser verstehen zu lernen (z.B. WICKLER 1962, FISHELSON 1966, HEINRICH 1967, APFELBACH 1969, GOEDEL 1974). In diesem allgemeinen Rahmen ist auch die vorliegende Arbeit zu sehen. Am Beispiel des Kleinen Maulbrüters Pseudocrenilabrus multicolor[1)] wird das Verhalten der Geschlechtspartner wäh-

---

1) Pseudocrenilabrus multicolor war bisher unter dem Namen Hemihaplochromis multicolor (WICKLER 1963) bekannt. Der Gattungsname Hemihaplochromis muss nach den Nomenklaturregeln aufgegeben werden. FOWLER hat schon 1934 die Gattung Pseudocrenilabrus aufgestellt, zu der er auch die Art natalensis zählt

rend des Laichaktes experimentell und quantitativ untersucht. Bei dieser Art setzt die Brutpflege bereits während des Ablaichens ein: die portionsweise abgelaichten Eier werden vom Weibchen kurz nach ihrem Austreten ins Maul aufgenommen und behalten.

Im Mittelpunkt der Untersuchungen steht die Frage nach dem Entstehen der Brutpflegemotivation während des Laichaktes. Ausserhalb des Laichaktes werden angebotene arteigene Eier vom Weibchen gefressen. Wenn dieses nun während des Laichaktes die von ihm selbst abgelaichten Eier ins Maul aufnimmt und darin behält, könnte dies daran liegen, dass es die eigenen von fremden Eiern unterscheidet oder daran, dass zuvor eine Umstimmung im Verhalten gegenüber Eiern überhaupt stattgefunden hat. Wenn letzteres zutrifft, über welchen Mechanismus erfolgt diese Umstimmung?

Damit hängt die Frage zusammen, in welcher Weise das Brutpflegeverhalten an den Laichakt gekoppelt ist. Hinsichtlich der genaueren Eingrenzung der dabei wirksamen Bedingungen stellt sich die Frage nach den Partnerbeziehungen während des Ablaichens. Wie sieht das räumlich-zeitliche Muster der Bewegungen der Partner aus? Welche Reiz - Reaktionsbeziehungen sind hierbei von Bedeutung? Zur Beantwortung dieser Fragen sind die bisher vorliegenden qualitativ ausgerichteten Beschreibungen des Ablaichverhaltens von P. multicolor (REINBOTH 1956, WICKLER 1962) und nahverwandter Arten (SEITZ 1940) nicht ausreichend. Vielmehr ist es notwendig, - anknüp-

---

(Mitteilung von TREWAWAS an PETERS). P.natalensis ist synonym mit Hemihaplochromis philander. Da multicolor aufgrund ähnlicher morphologischer und ethologischer Merkmale in dieselbe Gattung wie natalensis gehört, muss für multicolor der Gattungsname Pseudocrenilabrus verwendet werden.

fend an HEINRICHs (1967) Untersuchungen über das Sexualverhalten in der Gattung Tilapia - mit quantitativen Methoden zu arbeiten.

Schliesslich wurden auch einige Versuche zur Frage durchgeführt, woran das Weibchen seine Eier von Objekten unterscheidet, die nicht ins Maul aufgenommen und dort behalten werden. Dazu gibt es in der Literatur keine Angaben. Die bisher vorliegenden Untersuchungen zur Interaktion von Eltern und Nachkommen bei Maulbrütern beschränken sich auf die Reaktion freischwimmender Junger auf die Eltern (PETERS 1937, BAERENDS u. BAERENDS-VAN-ROON 1950, REINBOTH 1956, BRESTOWSKY 1968, BAUER 1968, PFLITTNER 1974, KUENZER 1975).

Herrn Professor Dr. Hans M. Peters möchte ich für das Thema und die jederzeit gewährte Unterstützung danken. Herrn Lorenz, Bundesforschungsanstalt für Viruskrankheiten der Tiere, Tübingen, danke ich für die Beratung bei einigen statistischen Fragestellungen.

II. MATERIAL UND METHODEN

1. Versuchstiere, allgemeine Versuchsbedingungen

Pseudocrenilabrus multicolor ist ein im oberen Nilgebiet beheimateter Cichlide, der eine Länge bis ungefähr 10 cm erreicht. Das Männchen besitzt während der Fortpflanzungszeit ein schillernd blau gefärbtes Prachtkleid. Seine Afterflossenspitze ist rötlich gefärbt. Das Weibchen ist dagegen unscheinbar gelblichgrau (nähere Angaben bei PETERS 1937, REINBOTH 1956 und WICKLER 1962).

Die Tiere wurden in verschieden grossen, dicht bepflanzten Becken bei 26 $\pm$ 2°C gehalten und mit Tetramin und Tubifex gefüttert. Die für die Versuche bestimmten Weibchen befanden sich zu mehreren mit je einem territorialen Männchen in etwa 20 Liter fassenden Becken. Wenn ein Weibchen laichbereit war - dies ist leicht an der Erektion der Genitalpapille zu erkennen - wurde es in ein Versuchsbecken (s.u.) gesetzt, wo sich in der Regel bereits ein territoriales Männchen befand. Wenige Minuten später begann der Versuch.

Es wurden bruterfahrene Weibchen für die Versuche verwendet, zu einigen Versuchen wurden Parallelversuche mit Erstlaichern durchgeführt. Die Männchen hatten zuvor mindestens einmal einen Laichakt vollführt. Das Gewicht der Weibchen streute zwischen 1,o und 2,2 g, das Alter zwischen 3 Monaten und 1,5 Jahren. Die Versuche fanden von März bis Oktober in der Zeit von 9 bis 18 Uhr statt.

2. Versuchsbecken

Soweit nicht anders angegeben, wurde bei den Versuchen eine Anordnung, in der Folge kurz "Versuchsbecken" genannt, verwendet, die es ermöglicht, während des Ablaichens austretende Eier zu entfernen sowie zu beliebigen Zeitpunkten den Versuchstieren Eier anzubieten (Abb.1).

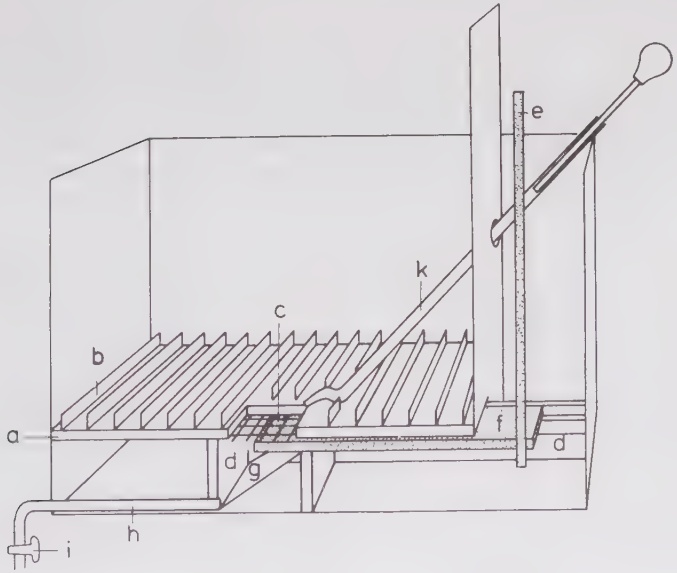

Abb.1 Versuchsbecken mit künstlicher Laichgrube, in der Mitte aufgeschnitten. Erläuterungen s. Text.

In dem Becken (40 x 20 x 28 cm) ist in 5-6 cm Höhe eine waagrechte Bodenplatte (a) aus Kunststoff an-

gebracht, die in 2 cm-Abständen mit 1,5 cm hohen Querleisten (b) versehen ist. In der Mitte der Platte ist ein Quadrat von 5 cm Seitenlänge freigelassen, die künstliche Laichgrube (c). Eine senkrechte Querwand schirmt den grösseren linken Teil des Beckens, in dem sich die Laichgrube befindet, von dem rechten Teil ab, wo die experimentellen Manipulationen vorgenommen werden können. Unter der Bodenplatte zieht sich von der linken Laichgrubenkante bis zum rechten Beckenrand ein ca. 6 cm breiter rechteckiger Kasten (d) hin, in dem mit Hilfe eines Stabes (e) ein 5,6 cm breiter Schieber (f) unmittelbar unter der Bodenplatte in der Horizontalen bewegt werden kann. Der unter der Laichgrube liegende Teil des Kastens ist mit einem Drahtgitter (Maschenweite 1 cm, Drahtdicke 1 mm) überspannt. Wenn der Stab bis zum Anschlag nach links gedrückt ist, schliesst der Schieber die Laichgrube unten vollständig ab. Die Gitterstäbe liegen dann direkt auf dem Schieber auf.

Da ein Laichakt stets dicht über dem Boden ausgeführt wird, also nicht dort erfolgen kann, wo sich Querleisten befinden, stellt die Laichgrube den einzigen Ort dar, an dem die Tiere ungehindert ablaichen können. Die Laichgrube wurde nach kurzer Eingewöhnungszeit von fast allen zu den Versuchen verwendeten Männchen als Ersatz für die unter natürlichen Bedingungen selbst angelegte Laichgrube (s.S.11) angenommen. 90 bis 95% der Paare laichten in der Laichgrube ab.

Entfernen von Eiern:

Wenn der Schieber bis zum Anschlag nach rechts verschoben wird, öffnet sich die Laichgrube nach unten. In der Laichgrube liegende Eier fallen herunter. Während einer Laichbewegung austretende Eier können auf diese Weise ohne Störung der Tiere entfernt werden. Eine im Schieberkasten eingeklemmte schräge Plastikfolie (g) führt die entfernten Eier dem Absaugrohr (h) zu. Öffnet man den Hahn (i), so werden die Eier in das Rohr gespült und können in einem Becherglas ausserhalb des Beckens aufgefangen werden.

Anbieten von Eiern:

Ein speziell geformtes Glasrohr (k) geht von der vorderen oberen rechten Ecke des Beckens (in Abb.1 von der hinteren oberen rechten Ecke) bis zur vorderen rechten Ecke der Laichgrube (in der Abb. bis zur hinteren rechten Ecke). Mit einer Pipette werden die Eier in das Rohr eingeführt. Diese sinken bis zum tief-

sten Punkt, dem ersten Knick, herab und bleiben dort, etwa 2 cm vom Laichgrubeneck entfernt, liegen. Die mit Wasser gefüllte Pipette wird nun langsam in das Anbieterohr eingeführt. Durch leichten Druck auf den Gummiball werden die Eier sofort in die Laichgrube gespült.

Soweit nicht anders angegeben, wurden etwa einen Tag alte Eier angeboten, die kurz vor Versuchsbeginn dem Maul eines brütenden Artgenossen entnommen worden waren.

Bodenplatte, Querwand und Glasrohr sind mit einem grünlich-grauen wasserfesten Farbanstrich versehen. An der Vorderseite ist eine Vorrichtung aus Pappe angebracht, welche die Versuchstiere vom Beobachter abschirmt.

3. Männchenattrappen

Um das Verhalten des Weibchens während des Laichaktes experimentell beeinflussen zu können, wurde in bestimmten Versuchen das Männchen durch eine Attrappe ersetzt.

SEITZ (1940) verwendete bei seinen Untersuchungen über die Paarbildung von Astatotilapia strigigena, einer mit P. multicolor verwandten Art, ebenfalls Attrappen. Allerdings misslang ihm der Versuch, mit Hilfe einer Männchenattrappe laichbereite Weibchen zum Ablaichen zu bringen.

Wie sich aus Vorversuchen ergab, gelang es, bei P. multicolor Laichakte mit Männchenattrappen durchzuführen, wenn die folgenden Bedingungen erfüllt waren:

a. Als Männchenersatz wurde ein kurz vor Versuchsbeginn in Urethan abgetötetes Männchen (in einigen Fällen ein Weibchen) verwendet. Dieses wurde, wie Abbildung 2 zeigt, zwischen zwei an einem Glasstab befestigten durchsichtigen Plastikfolien geklemmt und mit einem dünnen Nylonfaden festgebunden.

b. Es wurden bruterfahrene Weibchen verwendet, die minde-

stens eine Woche lang in einem etwa zwei Liter fassenden Becken optisch isoliert gehalten worden waren.

c. Der Beginn des Laichaktes wurde gegenüber dem durchschnittlichen Beginn der am selben Tag ohne experimentelle Eingriffe verlaufenden Laichakte von Artgenossen um 3 bis 5 Stunden hinausgezögert. Dies geschah durch Isolierung.

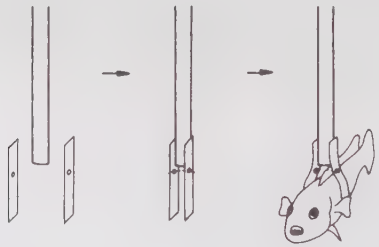

Abb.2
Befestigung eines frischgetöteten Männchens am Glasstab. Näheres s. Text.

54,8 % aller unter diesen Bedingungen durchgeführten Attrappenversuche verliefen erfolgreich. Sie wurden im Versuchsbecken durchgeführt. Der Experimentator konnte den Glasstab mit Attrappe mit der linken Hand in beliebiger Weise im Becken herumführen. Abschirmungen an den Seitenwänden und der Vorderwand des Beckens sorgten dafür, dass die durch die Handbewegungen auftretenden Störungen gering waren. Mit der rechten Hand konnten Eier entfernt oder angeboten werden.

4. Registrierung des Verhaltens

Die Beobachtungen wurden auf Tonband gesprochen und dann auf Protokollzettel übertragen. Wenn es galt, Häu-

figkeiten von Bewegungen festzustellen, genügte es, bestimmte Silben auf dem Tonband festzuhalten. Bei feineren Analysen wurden auch Beginn und Ende der Bewegungen mit je einer Silbe gekennzeichnet (Messgenauigkeit etwa 1 s). Die Dauer der Aufnahmestellung wurde mit Hilfe eines Summtons markiert. Wenn es galt, zahlreiche Details eines komplexen Ablaufs zu erfassen, wurden zwei Gruppen von Protokollen angefertigt, in denen teilweise verschiedene Daten festgehalten wurden.

5. Statistische Methoden

Bei der quantitativen Untersuchung der Struktur des Laichaktes wurden u.a.folgende Verfahren der statistischen Zeitreihenanalyse angewandt:

Mit Hilfe der Berechnung von Autokorrelationen wurde abgeschätzt, ob Bewegungen ein- und derselben Kategorie zeitlich unabhängig aufeinander folgen oder periodisch angeordnet sind (KENDALL 1966, DELIUS 1969, VAN DER KLOOT und MOORSE 1975).

Weiterhin wurden Häufigkeitsverteilungen der Intervalle zwischen sukzessiven Bewegungen derselben Kategorie berechnet: Erfolgen Ereignisse (in diesem Fall Bewegungen) zeitlich unabhängig voneinander und mit konstanter Rate, dann ist die Anzahl der Ereignisse pro Zeiteinheit poissonverteilt. Die Intervalle zwischen den Ereignissen folgen einer negativen Exponentialverteilung (NELSON 1964, DELIUS 1969, VAN DER KLOOT und MOORSE 1975). Bei periodischem Verlauf der Ereignisserie ist dagegen zu erwarten, dass die Häufigkeiten der Intervalle symmetrisch verteilt sind (EISNER 1963). Je nachdem wie stark sich eine empirische Häufigkeitsverteilung der einen oder anderen theoretischen Verteilung annä-

hert, lässt sich abschätzen, ob die Ereignisse zeitlich eher zufällig oder nichtzufällig aufeinanderfolgen.

Schliesslich wurden Übergangshäufigkeiten zwischen sukzessiven Bewegungen verschiedener Kategorien ermittelt, um zu testen, ob die Aufeinanderfolge der Bewegungen unabhängig von der Bewegungskategorie ist oder nicht (WIEPKEMA 1961, NELSON 1964, DELIUS 1969, SLATER u. OLLASON 1972).

III. ERGEBNISSE

1. Die Struktur des Laichaktes

1.1. Vorbemerkungen

1.1.1. Die Balz

In unseren Breiten erstreckt sich die Phase sexueller Aktivität von P. multicolor etwa von Anfang März bis Mitte Oktober. Während die Männchen als Territoriumsbesitzer stets bereit sind, mit laichbereiten Weibchen einen Laichakt auszuführen, tritt die Laichbereitschaft des Weibchens sporadisch in Abständen von einigen Wochen auf. Ein Weibchen laicht also in einer Fortpflanzungsperiode mehrmals ab. (Nähere Angaben bei REINBOTH 1956).

Innerhalb des Territoriums hebt das Männchen eine bis mehrere Laichgruben aus. Vorüberschwimmende Weibchen - sie sind nicht territorial und halten sich meist in dem oberen Beckenbereich auf - werden angebalzt und, wenn sie nicht reagieren, wieder verjagt. Sobald ein Weibchen laichbereit ist, beginnt es dem balzenden Männchen in die Grube nachzufolgen. Meist verlässt es wieder die Grube, um nach erneuter Balz des Männchens wieder zurückzukehren. REINBOTH (1956) hat diese Nachfolgephase eingehend beschrieben. Der Beginn des Laichaktes kündigt sich dadurch an, dass beide Partner in der Grube langsam hintereinander zu kreisen beginnen. Sie spreizen dabei die Kiemendeckel und blähen den Mundboden auf. Das Kreisen dauert nur wenige Sekunden und geht direkt in die erste Bewegung des Laichaktes, eine Initiallaichbewegung des Weibchens (s.u.), über.

1.1.2. Der Laichakt

Zunächst eine Beschreibung der während des Laichaktes auftretenden Bewegungen. Einige der verwendeten Termini sind der Arbeit von HEINRICH (1967) über das Sexualverhalten von Tilapia entnommen.

Besamensbewegungen (B):

Das Männchen gleitet unter leichtem Körperzittern über den Boden; die Brustflossen schlagen mit hoher Frequenz, Rückenflossenende und Schwanzflosse bewegen sich seitlich hin und her. Die Besamensbewegung ist in einigen Fällen an eine Balzbewegung, das Rütteln (WICKLER 1962) gekoppelt. Beim Rütteln wird der Schwanzstiel vom Weibchen weggebogen, der Vorderkörper ist leicht erhoben. In dieser Stellung bewegt das Männchen den Schwanzstiel in der horizontalen Ebene hin und her. Begibt sich das Weibchen dann so nah an das Männchen heran, dass seine Schnauze nicht mehr als 1 cm von dessen Abdominalregion entfernt ist, so geht das Rütteln unmittelbar in eine Besamensbewegung über. Beide Bewegungen werden hier als eine Einheit betrachtet und gemeinsam als Besamensbewegung bezeichnet. Ob während einer B Samenflüssigkeit austritt, kann man nicht erkennen. Die Dauer der B schwankt zwischen 5 und 20 s.

Laichbewegung (L):

Die Laichbewegungen lassen sich in Laichbewegungen im engeren Sinne (L i.e.S) und Scheinlaichbewegungen (SL) unterteilen. Bei ersteren treten Eier aus, bei letzteren nicht. Die vor Erscheinen der ersten Eier eines Laichaktes vorkommenden SL heissen Initiallaichbewegungen (IL), die nach Austritt der letzten Eier des Laichaktes erfolgenden SL werden als Finallaichbewegungen (FL) bezeichnet.

Die L unterscheiden sich in ihrem Ablauf nicht wesentlich von der B. Allerdings kann im Gegensatz zu B die Intensität, mit der die L ausgeführt wird, erheblich schwanken. Intensitätssteigerungen kommen in erhöhter Frequenz des Brustflossenschlags zum Ausdruck, und darin, dass sich der Fisch in der Regel immer stärker an die Unterlage andrückt, wenn er die L ausführt. Als Mass für die Intensität wird die Fre-

quenz des Brustflossenschlags gewählt. Die Dauer der L ist die gleiche wie bei B.

Maulstösseln des Männchens (Mm) und des Weibchens (Mw), T-Stellung:

Während der eine Partner besamt bzw. ablaicht, maulstösselt der andere. Das maulstösselnde Tier befindet sich in der horizontalen Ebene senkrecht zur Längsachse des Partners - eine Stellung, die als T-Stellung bezeichnet wird - und stösst mit den Lippen rhythmisch gegen dessen Abdominalregion. Dabei öffnet und schliesst sich das Maul etwa im gleichen Takt, in dem die Stossbewegungen erfolgen. Das Maulstösseln dauert bis zum Ende der L bzw. B an. Nur beim Weibchen kommt es gelegentlich vor, dass es kurz unterbrochen wird.

Aufnahmebewegungen und Aufnahmestellung (A):

Nach Austritt einer Eiportion begibt sich das Weibchen in die Aufnahmestellung: der Kopf ist nach unter gerichtet, die Körperlängsachse bildet mit der Horizontalen einen Winkel von etwa 3o bis 9o Grad. Aus dieser Stellung heraus nimmt das Weibchen in einzelnen Stossbewegungen die Eier in das Maul auf (Aufnahmebewegungen). Sowohl Aufnahmebewegungen als auch die Aufnahmestellung kommen auch dann vor, wenn keine Eier vorhanden sind. Bei diesen Aufnahmebewegungen ins "Leere" berührt das Weibchen das Substrat mit den Lippen und öffnet dabei das Maul, als ob es etwas aufnehmen wolle. Die Aufnahmestellung kann ohne Aufnahmebewegungen vorkommen. Weiterhin sind in bestimmten experimentellen Situationen Aufnahmebewegungen zu beobachten, die, obwohl sie auf Eier gerichtet sind, nicht zu deren Aufnahme in das Maul führen (s.S. 66).

B, L, Mm und Mw werden dem Funktionskreis des Sexualverhaltens zugeordnet und als Sexualbewegungen bezeichnet. A gehört in den Funktionskreis des Brutpflegeverhaltens. Diese 5 Verhaltensweisen sind typisch für den Laichakt und kommen in anderen Situationen nicht vor. Die Gesamtheit dieser Bewegungen wird als Ablaichverhalten bezeichnet.

Anhand der verschiedenen Kategorien von L lässt sich der Laichakt in 3 Abschnitte gliedern:

Initiallaichphase, von der ersten bis zur letzten IL;
Laichphase, von der ersten bis zur letzten Laichabgabe (einschliesslich);
Finallaichphase, von der letzten Laichabgabe bis zur letzten FL.

Abb.3. Die zu Austreten und Aufnahme einer Eiportion führende Bewegungsabfolge. Ansicht von oben. Weibchen weiss; Männchen schwarz.

Abbildung 3 verdeutlicht, wie die zur Abgabe und Aufnahme einer Eiportion führenden Bewegungen zeitlich und räumlich miteinander koordiniert sind. Der Eiablage geht in der Regel eine B des Männchens voraus, während der das Weibchen in der T-Stellung maulstösselt (a). Sobald B beendet ist, schwimmt das Männchen schnell einen Halbkreis (b), so dass es seinerseits in die T-Stellung gelangt und zu maulstösseln beginnt. Das Weibchen setzt mit der L ein (c). Es treten Eier aus (d). Nach Ende der

L schwimmt das Weibchen wie zuvor das Männchen schnell einen halbkreisförmigen Bogen und gelangt wieder in die T-Stellung. Inzwischen hat das Männchen wieder eine B begonnen; das Weibchen maulstösselt zunächst (e). Gegen Ende der B oder erst danach begibt sich das Weibchen in die Aufnahmestellung und nimmt in einzelnen Aufnahmebewegungen die Eier in das Maul auf (f).

Diese Bewegungsabfolge ist typisch für den gesamten Laichakt, kommt also auch vor, wenn bei der L keine Eier austreten (Initial- und Finallaichphase). An die Stelle der Eiaufnahme treten dann oft die aus der Aufnahmestellung heraus erfolgenden Aufnahmebewegungen ins Leere.

Das Ende des Laichaktes kündigt sich dadurch an, dass das Männchen aggressiv zu werden beginnt. Die Sexualbewegungen erfolgen jetzt in immer grösseren Abständen. Schliesslich wird das Weibchen vom Partner verjagt. Der Laichakt kann bis zu 2 Stunden dauern.

1.2. Einleitende quantitative Untersuchungen des Laichaktverlaufs auf der Basis verschieden grosser Zeitintervalle

Um eine über die in der Abbildung 3 gegebene qualitative Beschreibung hinausreichende Kenntnis der zeitlichen Struktur des Ablaichverhaltens zu erhalten, wurden quantitative Untersuchungen durchgeführt. Zunächst wurde untersucht, welchen zeitlichen Verlauf der Laichakt nimmt. Das sich dabei ergebende Bild hängt von der Wahl des Zeitintervalls ab, das der Analyse zugrunde liegt (HEILIGENBERG 1963, DELIUS 1969). Deshalb wurden zwei verschiedene, erheblich voneinander abweichende Intervalle gewählt: Zunächst 5 min, um einen groben Überblick zu gewinnen, und anschliessend 2o s, also ein Intervall,

das etwa im Bereich der Dauer der einzelnen Bewegungen liegt und somit die feinere zeitliche Strukturierung sichtbar machen kann. Diese Untersuchungen beschränken sich vorläufig auf die Sexualbewegungen.

1.2.1. 5 min-Intervalle

Bei 6 Laichakten wurde die Anzahl von B und L pro 5 min in Abhängigkeit vom Stadium des Laichaktes gemessen. Die Registrierung begann mit der ersten IL und endete 3o min nach Eintritt der Laichphase.

Ergebnis s. Abb.4:

a) Die Anzahl der B und L pro Zeiteinheit steigt während der Initiallaichphase bis zu einem Maximum, das noch vor dem Austritt der 1.Eiportion liegt, leicht an, um anschliessend wieder allmählich abzufallen. Die Bewegungsfrequenzen ändern sich also mit der Zeit, allerdings nicht so stark und vor allem nicht so diskontinuierlich, dass sich die Anwendung der statistischen Methoden der Zeitreihenanalyse verbietet.
b) B kommen zu allen Zeitpunkten des Laichaktes häufiger vor als L (für t = O bis + 2o sind die Unterschiede bei $p < 0{,}02$, U-Test von MANN und WHITNEY, gesichert).
c) Dauer von Initiallaich- und Laichphase:

	Mittelwert	Standardabweichung
Initiallaichphase	18 min 3 sec	7 min 1o sec
Laichphase	13 min 53 sec	4 min 54 sec

Der Unterschied zwischen der Initiallaichphase und der Laichphase ist nicht signifikant (U-Test).

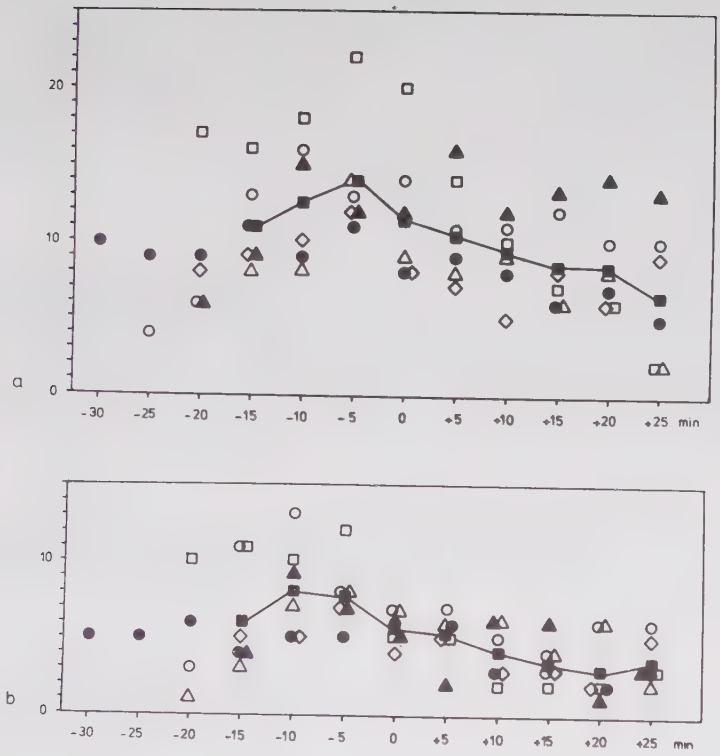

Abb.4a und b. Besamens- (a) und Laichbewegungen (b) während des Laichaktes. Es sind die Einzelwerte von 6 Laichakten (verschiedene Symbole) sowie ab t = - 15 min die Mittelwerte (■) angegeben. Ordinate: Anzahl der Bewegungen pro 5 min. Abszisse: Stadium des Laichaktes in 5 min-Abschnitten. Bei t = 0 Austritt der 1.Eiportion, also Beginn der Laichphase. Die Abszissenwerte kennzeichnen jeweils den Beginn eines 5 min-Abschnittes.

1.2.2. 2o s-Intervalle

Bei der Verwendung derart kurzer Intervalle ist es notwendig, eine neue Grösse einzuführen, die Bewegungsaktivität. Sie wird als die Anzahl der mit der Ausführung einer bestimmten Bewegung verbrachten s pro 2o s definiert. Durch Addition der Einzelaktivitäten eines Tieres erhält man dessen Gesamtaktivität. Beträgt z.B. für das Männchen die Besamensaktivität zu einem gegebenen Zeitpunkt 7/2o und die Maulstösselaktivität 8/2o, so beläuft sich dessen Gesamtaktivität auf 15/2o.

Es wurden die Aktivitätskurven für die Sexualbewegungen B, L, Mm und Mw ermittelt. Abbildung 5 zeigt ausschnittweise den zeitlichen Verlauf der einzelnen Aktivitätskurven während eines Laichaktes. Es sind sowohl die Gesamt- als auch die Einzelaktivitäten dargestellt. Es zeigt sich, dass bei beiden Partnern Phasen mit sehr hoher Aktivität und Phasen mit sehr geringer Aktivität einander abwechseln. Das Männchen ist stets aktiver als das Weibchen. Eine genauere Betrachtung des Kurvenverlaufs führt zu der Vermutung, dass

a) die zeitliche Fluktuation der Gesamtaktivitäten und einiger Einzelaktivitäten nicht rein zufällig ist, sondern bis zu einem gewissen Ausmass periodisch verläuft.

b) verschiedene Aktivitätskurven mehr oder weniger synchron verlaufen. Besonders auffällig ist der synchrone Verlauf der Gesamtaktivitätskurven beider Partner.

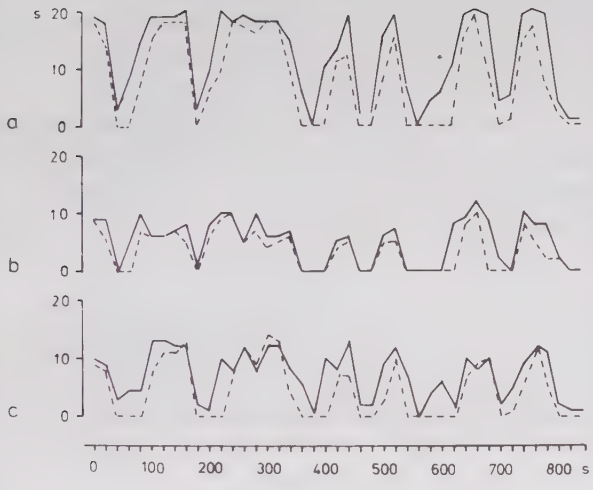

Abb.5a, b u. c
Bewegungsaktivitäten während eines Teilabschnittes eines Laichaktes. a: Gesamtaktivitäten; b: B und Mw; c: L und Mm. Ordinate: Mit d. Ausführung von Bewegungen verbrachte s pro 2o s-Abschnitt. Abszisse: Zeit in 2o s-Abschnitten. Durchgezogene Linie:Männchen; gestrichelte Linie: Weibchen.

1.3. Die Periodizität des Ablaichverhaltens und Korrelationen zwischen den Verhaltensweisen der Partner

Die Vermutung, dass die Aktivitätskurven periodisch verlaufen, wurde durch die Berechnung der Autokorrelationsfunktionen der Gesamt- und Einzelaktivitäten zweier repräsentativer Laichakte überprüft. Die Korrelationskoeffizienten wurden zunächst für alle 2o s-Abstände zwischen den Kurvenpunkten und dann fortlaufend für alle 4o s -, 6o s - Abstände usw. ermittelt. Da die Aktivitätswerte nicht normalverteilt sind, wurde der SPEARMANsche Rangkorrelationskoeffizient verwendet. Die Prüfung positiver Korrelationskoeffizienten auf Signifikanz geschah durch einen einseitigen t-Test (SIEGEL 1956). Um den störenden

Einfluss der bei Anwendung von 5 min-Intervallen festgestellten stadiumsabhängigen Änderungen der Bewegungsfrequenzen möglichst gering zu halten, wurden die Autokorrelationsfunktionen für jede Phase des Laichaktes getrennt berechnet. Bei Laichakt 1 endete das Protokoll mit dem Auftreten der ersten Aggressionshandlung des Männchens gegenüber dem Weibchen, bei Laichakt 2 wurde die Finallaichphase nicht berücksichtigt, da eine Störung eingetreten war. Ergebnisse s. Abbildung 6.

Zur Interpretation der Kurven: Nehmen wir als Beispiel das linke obere Diagramm der Abbildung 6a: Bei t = 1oo s überschreitet die Korrelationsfunktion die untere Signifikanzgrenze. Das bedeutet: Ist zu einem bestimmten Zeitpunkt der Initiallaichphase die Gesamtaktivität des Männchens relativ hoch (niedrig), so ist sie 1oo, 2oo, 3oo s usw. später (und früher) ebenfalls relativ hoch (bzw. niedrig). Sie verläuft also periodisch, wobei die Periodenlänge 1oo s beträgt. Diese Aussage kann mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1o % gemacht werden.

Die Gesamtaktivitäten zeigen bei beiden Geschlechtern überwiegend einen periodischen Verlauf (es treten Sekundärpeaks auf, die die Signifikanzschwelle von p = 0,10 in 7, die von p = 0,05 in 5 von 1o Fällen überschreiten). Die Periodenlänge liegt je nach Laichaktsphase zwischen 1oo und 18o s und stimmt bei beiden Partnern überein. Von den Einzelaktivitäten zeigt vor allem L einen rhythmischen Verlauf. Alle 5 Korrelationsfunktionen weisen im Bereich von 8o bis 18o s einen Peak auf, der die Signifikanzgrenze von p = 0,05 überschreitet. Die Periodenlänge der L-Aktivitäten und der entsprechenden Gesamtaktivitäten stimmen miteinander überein. Die drei übrigen Einzelaktivitäten zeigen keine ausgeprägte Periodizität (die Signifikanzschwelle von p = 0,01 wird in 5, die von p = 0,05 in 2 von 15 Fällen überschritten). Der Verlauf ihrer Kurven ist mehr oder weniger stark Schwankungen unterworfen, die mit der Zufallshypothese erklärbar sind.

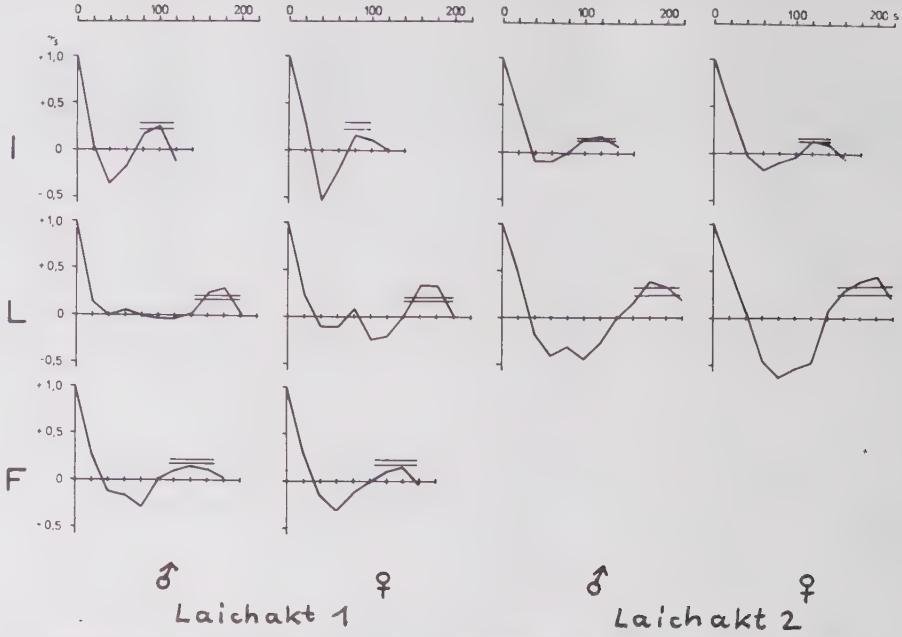

Abb.6a. Autokorrelationsfunktionen der Gesamtaktivitäten zweier Laichakte. I Initiallaichphase, L Laichphase, F Finallaichphase. Ordinate: Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient r_s, Abszisse: Abstand zwischen miteinander korrelierten Werten in s. Obere horizontale Linie in den Einzelabbildungen: Signifikanzgrenze für $p = 0,05$, untere für $p = 0,10$.

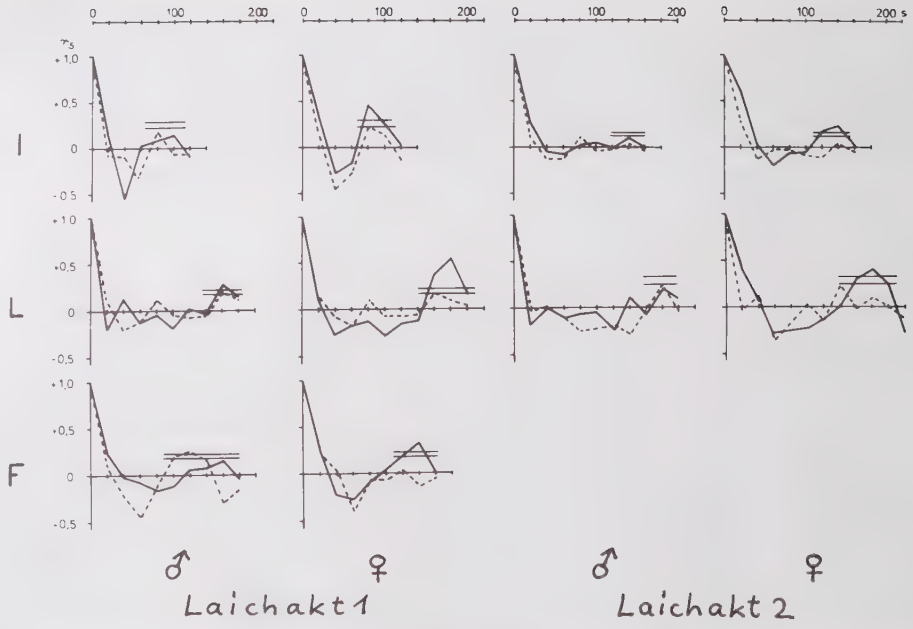

Abb.6b. Autokorrelationsfunktionen der Einzelaktivitäten zweier Laichakte. Männchen: durchgezogene Linie = Besamensbewegung, gestrichelte Linie = Maulstösseln; Weibchen: durchgezogene Linie = Laichbewegung, gestrichelte Linie = Maulstösseln. Weitere Angaben s.Abbildung 6a.

	Ges ♂ -Ges ♀	B/L	Mm/Mw	B/Mw	L/Mm	n
a Initial-laichphase	**+0,89**	**+0,62**	**+0,53**	**+0,87**	**+0,70**	40
Laichphase	**+0,72**	+0,02	+0,18	**+0,64**	**+0,62**	63
Finallaich-phase	**+0,87**	**+0,35**	**+0,40**	**+0,78**	**+0,56**	62
b Initial-laichphase	**+0,88**	**+0,39**	**+0,31**	**+0,85**	**+0,79**	88
Laichphase	**+0,88**	+0,08	-0,11	**+0,94**	**+0,82**	34

Tab.1a u.b. Korrelationen zwischen den Bewegungsaktivitäten v.Männchen u.Weibchen bei Zeitgleichheit. a Laichakt 1; b Laichakt 2. Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient. Umrahmte Werte: Signifikanz bei $p < 0,01$. n Anzahl der in die Berechnung eines Koeffizienten eingegangenen Wertepaare.

Um zu prüfen, inwieweit die einzelnen Aktivitätskurven synchron verlaufen, wurden bei denselben beiden Protokollen korrelationen zwischen den verschiedenen Bewegungsaktivitäten ermittelt, und zwar in allen möglichen Kombinationen. Die Berechnungen basieren wieder auf 2o s-Intervallen, wurden aber nur für zeitgleiche Messwerte durchgeführt (Tab.1). Alle Korrelationskoeffizienten bis auf 4 der Vergleichspaare B/L und Mm/Mw sind bei $p < 0,01$ signifikant. Hohe positive Korrelationen bestehen zwischen den Gesamtaktivitäten und innerhalb der Bewegungskombinationen B/Mw und L/Mm. Dagegen sind B/L und Mm/Mw durchweg schwächer als die anderen Kombinationen oder nicht (siehe die 4 nichtsignifikanten Werte) korreliert. Die Synchronizität ist also unterschiedlich ausgeprägt. B und Mw einerseits und L und Mm andererseits scheinen den ganzen Laichakt über in hohem Masse aneinander gekoppelt zu sein.

1.4. Der Laichakt als Abfolge von Laichsequenz und Laichpause

1.4.1. Definition von Laichsequenz und Laichpause

Die Analyse der Autokorrelationsfunktionen der Einzelaktivitäten hat gezeigt, dass besonders L eine ausgeprägte Periodizität aufweist. Abbildung 5 zeigt, dass Phasen sehr hoher L-Aktivität mit Phasen abwechseln, in denen keine L-Aktivität vorhanden ist. Die Dauer der Phasen mit hoher L-Aktivität beträgt meist ein Vielfaches der Dauer einer einzelnen L, welche im Bereich von 5 bis 15 s liegt. Daraus folgt, dass die L in Gruppen auftreten, die jeweils durch längere Pausen voneinander getrennt sind. Diese Gruppen sind periodisch angeordnet.

Um ein genaueres Bild von der zeitlichen Anordnung der L zu erhalten, wurden bei 6 Laichakten die Intervalle zwischen den sukzessiven L ohne Berücksichtigung der übrigen Verhaltensweisen ausgemessen. Abbildung 7a zeigt die Häufigkeitsverteilung der Intervalle innerhalb der L-Gruppen, Abbildung 7b die der Intervalle zwischen den Gruppen (da nach dem Chi-Quadrat-Homogenitätstest zwischen den Einzelverteilungen keine signifikanten Unterschiede bestehen, sind die Summen dargestellt). Im ersten Fall beträgt die durchschnittliche Intervallänge 12,5 s, liegt also im Bereich der Dauer einer einzelnen L, im letzteren Falle beträgt sie 66,3 s, also ein Vielfaches der Intervallänge innerhalb der Gruppen. Die Verteilung der Intervallänge zwischen den Gruppen ist annähernd symmetrisch. Dieser Befund ist bei der periodischen Anordnung der L-Gruppen zu erwarten (bei zufallsverteilter zeitlicher Anordnung ist eine Annäherung an eine negative Exponentialverteilung zu erwarten, EISNER 1963).

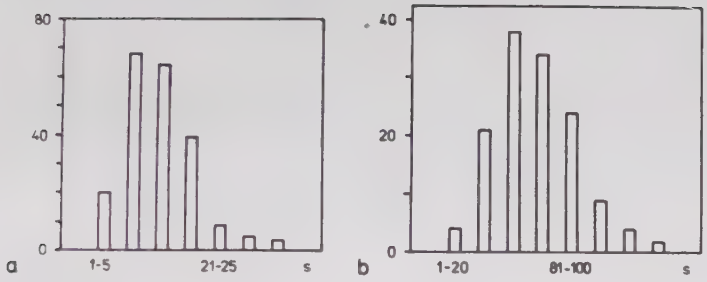

Abb.7a und b. Häufigkeitsverteilungen der Intervalldauer zwischen sukzessiven Laichbewegungen. a Intervalle innerhalb der L-Gruppen, b Intervalle zwischen den L-Gruppen. Ordinate: Anzahl der Intervalle (Summen von 6 Laichakten); Abszisse: Dauer der Intervalle in s.

Bei der näheren Betrachtung der Struktur der L-Gruppen fällt auf, dass in den kurzen Pausen zwischen den L stets ein B des Männchens mit gleichzeitigem Mw des Weibchens vorkommt. Während der L wiederum maulstösselt das Männchen (Mm). Es liegt also eine stereotype Alternation von B und L vor, jeweils assoziiert mit gleichzeitigem Maulstösseln des Partners in der T-Stellung (s.S.13). Die Bewegungen sind durch kurze Pausen, die oft nur Bruchteile einer Sekunde dauern, voneinander getrennt. Die Sequenz kann mit B/Mw oder L/Mm beginnen, endet aber immer mit einem B, an das nicht immer ein gleichzeitiges Mw gekoppelt sein muss. Eine derartig ablaufende Bewegungsabfolge wird von nun an als Laichsequenz bezeichnet. Bis zur nächsten Laichsequenz tritt eine längere Zeitspanne ein, während der keine L mehr

erfolgen, die Laichpause. Laichsequenz und Laichpause alternieren periodisch, wobei die Periodenlänge je nach Phase des Laichaktes verschieden sein kann (s.Kapitel über Autokorrelationsfunktionen).

1.4.2. Nähere Charakterisierung der Laichsequenz

Wie Abbildung 8 zeigt, fluktuiert die Anzahl von L pro Laichsequenz und damit die Dauer der letzteren den ganzen Laichakt über. Eine systematische Variation lässt sich nicht erkennen. Abbildung 9 stellt die Häufigkeitsverteilung der Anzahl L pro Laichsequenz von 6 Laichakten dar. Es zeigt sich, dass die L auch einzeln auftreten können. Da sie mindestens mit einem nachfolgenden B assoziiert und durch eine längere Pause von der nächsten einzelnen L oder Gruppe von L getrennt sind, ist auch hier die Bezeichnung Laichsequenz vertretbar.

Zur Laichphase: Eiaustritt und Eiaufnahme beeinflussen nicht das oben beschriebene Grundmuster: Dieses ändert sich nicht, wenn alle Eier sofort nach ihrem Austritt entfernt werden (5 Versuche). Die Auswertung von 6 normal verlaufenden Laichakten zeigt, dass bei 68,4 % der Laichsequenzen der Laichphase Eier austreten. 25 von den 39 mit Eiaustritt verbundenen Laichsequenzen umfassen mehr als eine L. In allen 25 Fällen tritt jeweils nur 1 Eiportion pro Laichsequenz aus, in 24 Fällen geschieht dies bei der letzten L der Laichsequenz. Auf die Ablage einer Eiportion folgt also immer eine Laichpause.

1 3 3 4 2 3 5 3 ②②③④①②⑤ 3 1 2 2 5 1 4 2 3 2 2 3 2

4 6 5 7 5 2 1 3 ④③ 1 2 ②⑤①2 2 2① 2 3 1 4 1 2 2 5 1

Abb.8. Anzahl der Laichbewegungen pro Laichsequenz. Es sind sämtliche Laichsequenzen zweier Laichakte (bis zum Auftreten der ersten Aggressionshandlung des Männchens in der Finallaichphase) in ihrer Aufeinanderfolge (von links nach rechts) aufgeführt. Ziffern mit Kreis: Laichsequenz mit Austritt einer Eiportion. Umrahmte Ziffernfolge: Laichphase.

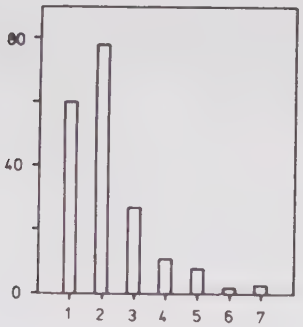

Abb.9. Häufigkeitsverteilung der Anzahl der Laichbewegungen pro Laichsequenz (Summen von 6 Laichakten).

Während die Intensität (s.S.12) von B, Mm und Mw innerhalb einer Laichsequenz relativ konstant bleibt, ändert sich die Intensität der L in charakteristischer Weise: Die Intensität der ersten L einer Laichsequenz ist niedrig. Sie steigert sich aber von L zu L, bis mit der letzten L der Sequenz ein Maximum erreicht ist. Treten L einzeln auf, dann immer mit maximaler Intensität.

Eier treten nur während L mit maximaler Intensität aus. Umgekehrt aber führt nicht jede L mit maximaler Intensität zum Austritt einer Eiportion. Dies gilt nicht nur für Initial- und Finallaichphase, sondern auch für die Laichphase: Zwischen Laichsequenzen mit Eiablage kommen auch Laichsequenzen vor, die trotz abschliessender L mit maximaler Intensität nicht zum Eiaustritt führen (s.Ziffern ohne Kreis im Kasten, Abb.8). Bis auf die ersten Laichsequenzen der Initiallaichphase, deren abschliessende L nur schwach intensiv sind, scheint die Intensität der jeweils letzten L einer Laichsequenz den ganzen Laichakt über konstant zu sein.

1.4.3. Nähere Charakterisierung der Laichpause

1.4.3.1. Männchen

Während der Laichpausen verlässt das Männchen öfter für kurze Zeit die Laichgrube. Dennoch macht es hin und wieder B und Mm. Deren zeitliches Muster unterscheidet sich in drei Punkten von den während den Laichsequenzen anzutreffenden Verhältnissen:

a) Tabelle 2 zeigt an zwei Beispielen, wie oft eine Bewegung auf eine Bewegung derselben oder der anderen Kategorie folgt. Es wurden die Laichsequenzen eines jeden Laichaktes für sich in ihrer Reihenfolge zusammengefasst. Daselbe geschah mit den Laichpausen eines jeden Laichaktes. Es zeigt sich, dass in den Laichsequenzen nur die Abfolge B Mm und Mm B vorkommt, in den Laichpausen dagegen auch die Möglichkeiten Mm Mm und B B häufig vertreten sind. Die Bewegungsabfolge ist in der Laichpause also wesentlich variabler.

Dass von Laichakt zu Laichakt Unterschiede im Grad der Unabhängigkeit der Bewegungen von der Art der

jeweils vorausgegangenen Bewegung herrschen können, zeigt die Anwendung des Chi-Quadrat-Tests auf Unabhängigkeit. Während sich bei 1b (Tab.2) keine Signifikanz ergibt, zeigt sich bei 2b Signifikanz mit $p < 0,05$. Die Bewegungen in 1a und 2a sind selbstverständlich hochsignifikant abhängig.

b) Die sukzessiven Bewegungen sind durch längere Pausen, deren Dauer recht variabel ist, voneinander getrennt. In den Laichsequenzen dagegen sind die Pausen extrem kurz (s.S. 25)

VB \ NB	Mm	B	S
Mm	00	79	79
B	79	0	79
S	79	79	158

VB \ NB	Mm	B	S
Mm	85	35	120
B	35	14	49
S	120	49	169

Laichakt 1

VB \ NB	Mm	B	S
Mm	1	40	41
B	40	0	40
S	41	40	81

VB \ NB	Mm	B	S
Mm	79	70	149
B	70	16	86
S	149	86	235

Laichakt 2

a b

Tab.2. Übergangsmatrizen für Maulstösseln (Mm) und Besamensbewegung (B) des Männchens während der Laichsequenzen (a) und Laichpausen (b). Zwei Laichakte. VB vorausgehende Bewegung, NB nachfolgende Bewegung, S Summe.

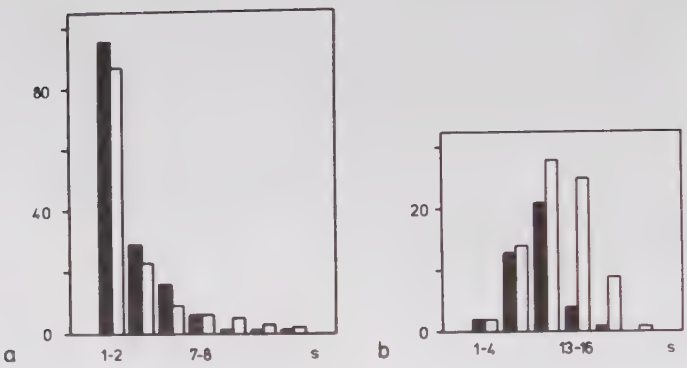

Abb.10a und b. Häufigkeitsverteilungen der Dauer des Maulstösselns des Männchens (Mm). **a: während Laichpausen, b: während Laichsequenzen.** ■ Laichakt 1, □ Laichakt 2. Ordinate: Anzahl der Maulstösselbewegungen, Abszisse: Dauer der Maulstösselbewegungen.

c) Die durchschnittliche Dauer von Mm und B ist während der Laichpausen wesentlich geringer als während der Laichsequenzen. Für Mm ergab die Auswertung zweier Laichaktsprotokolle eine durchschnittliche Dauer von 11,1 s während der Laichsequenzen und von 2,8 s während der Laichpausen. Die Häufigkeiten der Dauer von Mm sind während den Laichsequenzen annähernd symmetrisch, während den Laichpausen dagegen annähernd exponentiell verteilt (Abb.10). Letzteres deutet darauf hin, dass die Bewegungsdauer zeitunabhängig, also statistisch gesehen zufällig ist.

1.4.3.2. Weibchen

Die Tendenz, Sexualbewegungen auszuführen, ist gering. Nur hin und wieder kommt Mw vor bei gleichzeitigem B des Männchens. Dagegen tritt eine andere Verhaltensweise in den Vordergrund, die bei der bisherigen Analyse ausser Betracht gewesen war. Nach der letzten L einer Laichsequenz, oft schon während der sequenzabschliessenden B anstelle des Mw begibt sich das Weibchen in die Aufnahmestellung und macht in schneller Folge Aufnahmebewegungen. Wenn die letzte L der Laichsequenz mit dem Austritt einer Eiportion verbunden war, werden dabei die Eier ins Maul aufgenommen. Die Eiaufnahme beginnt in einigen Fällen bereits während der B, aber nie davor. Es ist denkbar, dass ein Teil der Eier unbefruchtet in das Maul gelangt. Da anzunehmen ist, dass das Weibchen mit den Eiern auch Samenflüssigkeit aufsaugt, dürfte die Befruchtung dieser Eier im Maul stattfinden (WICKLER 1962). Treten keine Eier aus, so begibt sich das Weibchen dennoch in den meisten Fällen in die Aufnahmeposition und macht sogar Aufnahmebewegungen, die dann sozusagen ins Leere ablaufen. Die Tendenz zu diesem Verhalten erwacht allmählich während der Initiallaichphase und steigert sich bis zum Austritt der ersten Eier, um dann wieder allmählich abzufallen. Abbildung 11 zeigt am Beispiel der ersten Laichpause der Laichphase, dass die durchschnittliche Dauer der Aufnahmestellung mit dem Fortschreiten der Laichpause abnimmt und noch vor Einsetzen der nächsten Laichsequenz auf null absinkt. Ähnlich verhält es sich in den Laichpausen aller Laichaktsphasen.

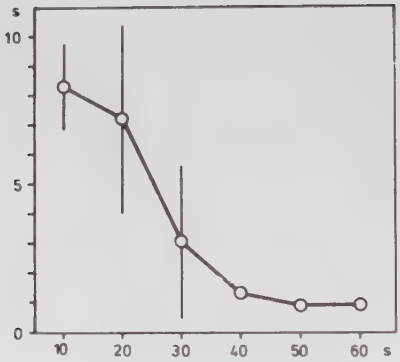

Abb.11.
Dauer der Aufnahmestellung in s pro 1o s (Ordinate) während d.ersten Laichpause der Laichphase in Abhängigkeit von der seit der letzten Laichbewegung d.vorangegangenen Laichsequenz verstrichenen Zeit in s (Abszisse). Mittelwerte u.Standardabweichungen von 6 Laichakten.

1.4.4. Schema der Grundstruktur

In dem folgenden Schema sind nochmals alle bisher erwähnten Elemente der Grundstruktur des Laichaktes bildhaft dargestellt.

Abb.12. Schematische Darstellung der Grundstruktur des Laichaktes. Abszisse: t in 1o s-Abschnitten; dünne ausgezogene Linie: Laichpause; dicke ausgezogene Linie: Laichsequenz. ▬ Besamensbewegung; ▩ Laichbewegung (je dichter die Punktierung, desto grösser die Intensität); ⩚ Maulstösseln; ⊡ Aufnahmestellung, die Punkte bedeuten Aufnahmebewegungen.

1.5. Wechselseitige Stimulation der Partner

Die bisherigen Ausführungen lassen erkennen, dass zwischen den Bewegungen beider Partner enge Wechselbeziehungen bestehen. Im folgenden werden einige Aspekte dieser Abhängigkeiten untersucht.

1.5.1. Anregung des Weibchens durch das Männchen

Nach Tabelle 1 weisen die Bewegungen in den Kombinationen B/Mw und L/Mm die höchsten positiven Korrelationen auf, kommen also in hohem Masse gemeinsam vor. Dieser Befund wurde im Rahmen der Betrachtung des Laichaktes als Abfolge von Laichsequenz und Laichpause bestätigt. Um festzustellen, welche Bewegung die jeweils andere auslöst, wurde untersucht, wie häufig eine Bewegung gemeinsam mit der entsprechenden Bewegung des Partners vorkommt und welche zeitlichen Beziehungen zwischen den Bewegungen einer jeden Kombination bestehen. Die Auswertung der Protokolle von zwei Laichakten ergab:

Kombination B/Mw:

Mw kam nie alleine vor, B dagegen 19 mal, dies ausschliesslich während Laichpausen. 233 mal trat B in Kombination mit Mw auf, dies sowohl während Laichpausen als auch Laichsequenzen. In den 233 Fällen von B/Mw begann die Kombination 211 mal mit B, in den restlichen 22 Fällen war nicht zu erkennen, welche Bewegung zuerst einsetzte, da der Vorgang zu schnell erfolgte (Messgenauigkeit etwa 1 s).

Kombination L/Mm:

L kam nie alleine vor, Mm dagegen 270 mal, dies ausschliesslich während Laichpausen. 119 mal trat L in Kombination mit Mm auf, dies nur während Laichsequenzen. In den 119 Fällen von L/Mm begann die Kombination 78 mal mit Mm, 3 mal mit L. 38 mal konnte nicht entschieden werden, welche Bewegung zuerst einsetzte.

In der überwiegenden Zahl der Fälle beginnen die Kom-

binationen also mit der Bewegung des Männchen. Es kann ausgeschlossen werden, dass ihre Glieder gemeinsam von einem vorausgehenden Faktor, etwa einer anderen Bewegung, abhängig sind, denn die Kombinationen können auch isoliert auftreten, z.B. B/Mw während Laichpausen und L/Mm in Laichsequenzen mit nur einem L und abschliessendem B. Deshalb kann angenommen werden, dass die Bewegungen des Weibchens durch die Bewegungen des Männchens ausgelöst werden, also Mw durch B und L durch Mm.

Den unmittelbaren Nachweis der Stimulation des Weibchens durch die Bewegungen des Männchens erbrachten Versuche, in denen diese mit einem frisch getöteten Männchen als Attrappe (s.S.7) stimuliert wurden. Je nach Stellung der Attrappe gelang es, L oder Mw auszulösen. Um L zu induzieren, genügte es, die Attrappe in der T-Stellung zu halten, wobei sie bis zu 5 cm vom Weibchen entfernt sein konnte. Mw konnte durch Parallelstellen der Attrappe relativ zum Weibchen (Imitation von B) ausgelöst werden. Auf diese Weise gelang es, ganze Laichakte mit Eiaustritt und -aufnahme durchzuführen.

1.5.2. Die Bedeutung der Reaktionsbereitschaft des Weibchens

Die Bewegungen des Weibchens erfolgen zwar nur dann, wenn zuvor entsprechende Bewegungen des Männchens eingesetzt haben, aber umgekehrt führt nicht jede Bewegung des Männchens zu einer Reaktion des Weibchens. Dies gilt vor allem für die Kombination Mm/L. Obwohl während der Laichpausen das Männchen häufig Mm zeigt, erfolgen keine L. Die Reiz-Reaktionsbeziehung zwischen Mm und L ist also nicht starr. Vielmehr scheint sie von der Reaktionsbereitschaft des Weibchens abhängig zu sein. Während der Laichsequenzen ist diese Bereitschaft offenbar vorhanden, während der Laichpausen nicht.

Um festzustellen, wodurch diese Bereitschaftsschwankungen bedingt sind, wurden Attrappenversuche durchgeführt.

> Bei 3 Versuchen wurde die Attrappe während des ganzen Laichaktes ständig in der T-Stellung gehalten. Den Lageänderungen des Weibchens folgte die Attrappe in der Weise, dass sich ihre Position relativ zum Weibchen nicht wesentlich änderte. Das Attrappenmaul befand sich dabei etwa 2-3 cm vom Weibchen entfernt. B und Mw wurden also aus dem Bewegungsablauf eliminiert; die äusseren Reizbedingungen blieben für das Weibchen während des ganzen Versuchs annähernd konstant.

Trotz dieser restriktiven Bedingungen laichten die Weibchen ihr ganzes Gelege ab und nahmen es ins Maul.

Im zeitlichen Muster der L bestand kein wesentlicher Unterschied zu den Verhältnissen im normalen Laichakt. Die L sind in Gruppen angeordnet, die durch längere Pausen voneinander getrennt sind. Innerhalb der Gruppen liegen zwischen den einzelnen L kurze Pausen. In Abbildung 13 werden die Häufigkeitsverteilungen der beiden Pausenkategorien mit den entsprechenden Daten für normale Laichakte verglichen. Die Länge der Pausen zwischen den Gruppen ist bei den Attrappenversuchen etwas höher als im Normalfall. Ausserdem weisen die Pausen zwischen den Gruppen eine annähernd symmetrische Verteilung auf. Dies spricht dafür, dass die Gruppen periodisch angeordnet sind. Wie beim normalen Laichakt war die letzte L einer Gruppe immer die intensivste.

Im Gegensatz zum normalen Laichakt beschränken sich Aufnahmestellung und Aufnahmebewegungen nicht auf die langen Pausen zwischen den L-Gruppen; vielmehr nahm das Weibchen auch in den kurzen Pausen zwischen den L einer Gruppe die Aufnahmestellung ein und führte Aufnahmebewegungen ins Leere aus. In einigen zusätzlichen Versuchen zeigte sich, dass das Auftreten der Aufnahmestellung an L gebunden ist. Wurde der Laichakt nämlich durch Entfer-

nen der Attrappe unterbrochen, so nahm mit der Zeit die Tendenz des Weibchens, die Aufnahmestellung einzunehmen, ab. Erfolgte nach Wiedereinsetzen der Attrappe eine weitere L, so verstärkte sich schlagartig diese Tendenz, um dann allmählich wieder abzunehmen.

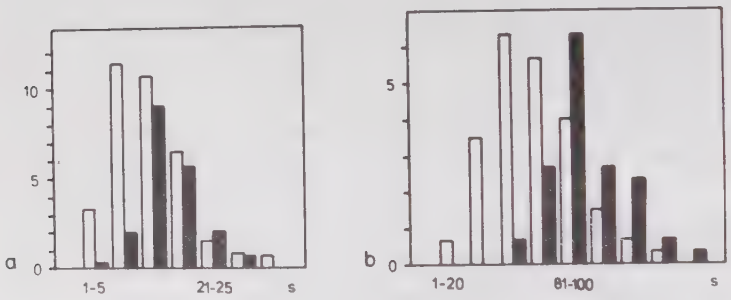

Abb.13a und b. Häufigkeitsverteilungen der Dauer der Intervalle zwischen sukzessiven Laichbewegungen, a Intervalle innerhalb der L-Gruppen, b zwischen den L-Gruppen. Ordinate: Anzahl der Intervalle, Abszisse: Dauer der Intervalle in s. Weisse Säulen: normale Laichakte (Mittelwerte von 6 Laichakten); schwarze Säulen: Laichakte mit permanenter T-Stellung der Attrappe (Mittelwerte von 3 Versuchen).

Die Versuche zeigen, dass die zeitliche Anordnung der L auch bei relativ konstant gehaltenen äusseren Bedingungen dieselbe ist wie im normalen Laichakt. Die zeitlichen Schwankungen der Bereitschaft des Weibchens, auf das Maulstösseln (in den Attrappenversuchen die T-Stellung) des Männchens mit L zu antworten, stehen also unter der Eigenkontrolle des Weibchens. Die Frage, inwieweit der Vollzug der L selbst oder auch die Einnahme der Aufnahmestellung steuernd in das zeitliche Muster der L eingreifen, muss offen bleiben.

1.5.3. Zur Spezifität der T-Stellung des Männchens als auslösende Bedingung

Bei normalem Laichaktsverlauf wird während den Laichsequenzen L durch Mm ausgelöst. Die Attrappenversuche zeigen, dass bei Hinauszögerung des Laichaktes die Bereitschaft des Weibchens wächst, auch auf eine weniger spezifische Reizsituation, nämlich auf die T-Stellung allein, mit einer L zu antworten. Aber selbst die T-Stellung hat nur eine begrenzte Spezifität als auslösende Bedingung. Dies zeigen einige mit Attrappen durchgeführte Versuche während Laichakten, die um 3-5 Stunden gegenüber der normalen Ablaichzeit hinausgezögert worden waren, in denen aber, ungefährt zu Beginn der Finallaichphase, die Attrappe aus der permanenten T-Stellung in folgende Positionen relativ zum Weibchen gebracht wurde (Abb.14):

a) In 3 Versuchen konnte das Weibchen nur die Kopfpartie der Attrappe wahrnehmen, hatte aber die Möglichkeit, sich selbst so zu postieren, dass sich die Attrappe in der T-Stellung befand.

b) In 3 Versuchen wurde die Attrappe längs einer Seite der Laichgrube aufgestellt. Das Weibchen konnte so die gesamte Längsseite sehen, sich aber wegen der Längsstreifen nicht so postieren, dass sich die Attrappe in der T-Stellung befand.

c) In 2 Versuchen konnte das Weibchen nur die Schwanzpartie der Attrappe sehen.

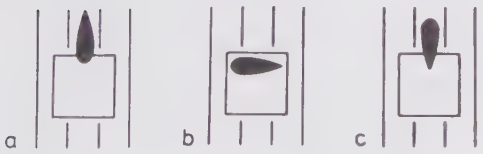

Abb.14a-c.
Laichgrube von oben mit schematischer Darstellung der Attrappenstellung bei Versuchsreihe a, b und c (s.Text).

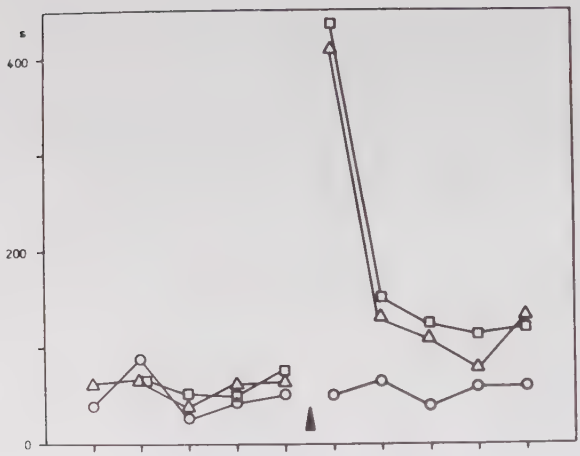

Abb.15.
Wirkung der Attrappenstellung auf die Intervallänge zwischen sukzessiven Laichbewegungen. Ordinate: Intervallänge in s; Abszisse: sukzessive Laichbewegungen. □ Versuchsreihe a, △ Versuchsreihe b, ○ Kontrolle. Ab Pfeil Änderung der Attrappenstellung bei a und b. Mittelwerte von je 3 Versuchen.

Als Kontrolle dienten 3 Laichakte, bei denen sich die Attrappe in der auf Seite 35 beschriebenen Weise stets in der T-Stellung befand. Es wurden die Pausenlängen zwischen den letzten 6 L vor und den ersten 6 L nach Änderung der Attrappenstellung gemessen.

In Abbildung 15 sind die Ergebnisse der Versuchsreihen a, b und der Kontrollversuche dargestellt. Versuchsreihe c ist nicht vertreten, da die Weibchen keine L ausführten. Die Versuche zeigen, dass bei Laichaktsverzögerung auch weniger spezifische Reizbedingungen (Versuche a und b) als die vom Männchen aktiv eingenommene (bzw. von der Attrappe simulierte) T-Stellung L auslösen können. Allerdings ist damit eine Minderung der auslösenden Wirkung verbunden, denn die Abstände zwischen den sukzessiven L werden gegenüber den Kontrollwerten zumindest zunächst beträchtlich verlängert. Im Extremfall kann die auslösende Wirkung ganz verloren gehen (c). Es müssen also in der Reizsituation gewisse Minimalbedingungen gegeben sein, damit L erfolgen. Dass dennoch die natürliche Reizsituation so weit abgebaut werden kann und es gleichwohl zu L kommt, ist zweifellos auf die Laichaktsverzögerung zu-

rückzuführen. Dabei könnte es in den zuletzt beschriebenen Versuchen auch eine Rolle gespielt haben, dass sie in der Finallaichphase durchgeführt wurden.

In weiteren Versuchen gelang es übrigens, auch bei Verwendung eines narkotisierten Weibchens in der T-Stellung statt eines Männchens L auszulösen (3 vollständige Laichakte). Dies zeigt, dass zumindest unter den bei den Attrappenversuchen herrschenden Bedingungen männchenspezifische Reizkomponenten wie die Prachtfärbung oder eventuell Duftstoffe für die Induzierung von L unwesentlich sind.

1.5.4. Anregung des Männchen durch das Weibchen

Die Frage, wodurch die Bewegungen des Männchens ausgelöst werden, ist nicht näher untersucht worden. Man kann jedoch annehmen, dass es keiner spezifischen, an bestimmte Bewegungen des Weibchens gekoppelten Reize bedarf, um das Männchen zu sexueller Aktivität zu stimulieren. Selbst wenn das Weibchen während den Laichpausen ruhig in der Laichgrube verharrt, ist das Männchen sexuell aktiv, d.h. es setzt immer wieder zum Maulstösseln an und zeigt auch hin und wieder eine Besamensbewegung. Schon die blosse Anwesenheit eines Weibchens scheint zu genügen, um das Männchen anzuregen.

Anders ist die Situation während den Laichsequenzen. Ohne die Annahme einer Rückwirkung der Bewegungen des Weibchens auf das Verhalten des Männchens wäre der geordnete Aufbau der Laichsequenzen nicht zu erklären. Es ist z.B. denkbar, dass die Beendigung einer L für das Männchen das Signal ist, Mm ebenfalls zu beenden und sofort zu B überzugehen, wodurch wiederum Mw induziert würde. Die Details derartiger Rückwirkungen konnten aus methodischen Gründen nicht untersucht werden.

2. Die Kopplung der Eiaufnahme zur Brutpflege an den Laichakt

2.1. Vorbemerkungen

Es wurde untersucht, wodurch die Bereitschaft des Weibchens, Eier aufzunehmen und im Maul zu behalten, bedingt ist, und in welcher Beziehung sie zum Ablauf des Ablaichverhaltens steht. In den Versuchen wurden dem Weibchen zu verschiedenen Zeitpunkten Eier angeboten. Die dabei verwendeten Testmethoden waren teilweise verschieden. Aus einigen vergleichenden Versuchen kann man jedoch schliessen, dass die Testmethode das Verhalten des Weibchens nicht nennenswert beeinflusste. In einigen Versuchen war gleichzeitig das Männchen anwesend. Da dieses die Eier kaum beachtete, machte sich dies kaum störend bemerkbar (s.S. *80*).

Die zum Anbieten verwendeten Eier waren etwa einen Tag alt und wurden jeweils kurz vor Versuchsbeginn dem Maul eines brütenden Weibchens entnommen.

2.2. Das Brutpflegeverhalten des Weibchens während des Laichaktes als Ergebnis einer Umstimmung[1)]

Wie in der Einleitung bereits erwähnt, frisst das P.multicolor-Weibchen ausserhalb des Laichaktes arteigene Eier sobald es ihrer habhaft werden kann. Wenn nun ein solches Weibchen während des Laichaktes die von ihm selbst angelegten Eier nicht nur nicht frisst, sondern sie ins Maul aufnimmt und darin behält, könn-

---

1) Die in diesem Abschnitt mitgeteilten Beobachtungen sind bereits in meiner Diplomarbeit enthalten.

te dies daran liegen, dass es solche Eier von fremden unterscheidet, oder daran, dass vor oder während des Laichaktes eine Umstimmung im Verhalten gegenüber Eiern überhaupt stattfindet. Eine Überprüfung dieser beiden Möglichkeiten bringen Versuche, in denen den Weibchen in verschiedenen Phasen des Fortpflanzungszyklus Eier angeboten wurden. Die Versuche fanden in Becken mit geringer Bepflanzung und grobkörnigem Sand als Untergrund statt.

Versuchsreihe 1:

a) Anbieten der Eier ausserhalb des Laichaktes.

Die Eier wurden einzeln aus einer Pipette unmittelbar vor dem Maul des Weibchens zu Boden fallen gelassen. Dies wurde pro Versuchstier unterschiedlich oft wiederholt. Während der sogenannten neutralen Phase (Zeitraum vom Entlassen der Jungfische aus dem Maul bis zum Wiedereintritt der Laichbereitschaft) befanden sich die Weibchen einzeln in je einem Becken; während der Phase mit erigierter Genitalpapille und der daran anschliessenden Nachfolgephase befanden sie sich zusammen mit je einem territorialen Männchen in je einem Becken.

b) Anbieten der Eier während des Laichaktes.

Initiallaichphase: Sobald das Initiallaichen einsetzte, wurden in die Laichgrube etwa 15 bis 2o Eier pipettiert. Ein Teil der Eier blieb bis über das Erscheinen der 1.Eiportion hinaus in oder am Rande der Laichgrube liegen.
Laichphase: Dem Weibchen wurden nach der Aufnahme eigener Eier mit der Pipette zusätzliche Fremdeier angeboten.

Ergebnis:

Aus Tabelle 3a geht hervor, dass während aller ausserhalb des Laichaktes liegenden Phasen die angebotenen Eier ausnahmslos gefressen wurden. Während des Laichaktes aber änderte sich das Bild: In der Initiallaichphase wurde etwa die Hälfte der Eier gefressen, die andere Hälfte ausgespuckt, und einige wenige Eier wurden im Maul behalten. Alle während der anschliessenden Laichphase aufgenommenen fremden Eier wurden im Maul behal-

ten. Diese phasenabhängige Änderung im Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern kann nicht durch Unterschiede bestimmter Eigenschaften der Eier bedingt sein, da die angebotenen Fremdeier einheitlich beschaffen waren. Es muss also eine Veränderung der inneren Disposition des Weibchens im Verhalten gegenüber Eiern, eine Umstimmung, eingetreten sein.

a

	A	F	S	B	m	n
Neutrale Phase	126	126	-	-	7	41
Phase m.erig.Gen.pap.	75	75	-	-	5	25
Nachfolgephase	38	38	-	-	5	15
Initiallaichphase	106	53	48	5	9	9
Laichphase	25	-	-	25	5	5

b

Initiallaichphase				
1. Drittel	38	36	2	-
2. Drittel	3o	14	16	-
3. Drittel	38	3	3o	5

Tab.3

a) Verhalten des Weibchens gegenüber angebotenen Eiern in verschiedenen Phasen des Fortpflanzungszyklus. A Anzahl der aufgenommenen Eier, F Anzahl der gefressenen Eier, S Anzahl der ausgespuckten Eier, B Anzahl der im Maul behaltenen Eier, m Anzahl der Versuchstiere, n Anzahl der Versuche. Es sind die Summenwerte aller Versuche angegeben.

b) Verhalten des Weibchens gegenüber angebotenen Eiern während verschiedener Stadien der Initiallaichphase. Es ist die Summe von 9 Versuchen angegeben.

Eine genauere Untersuchung ergibt, dass die Umstimmung während der Initiallaichphase in mehreren Schritten erfolgt: In Tabelle 3b werden die bereits in Tabelle 3a enthaltenen Angaben zur Initiallaichphase in differenzierterer Form dargestellt. Die Initiallaichphase wurde anhand der Anzahl der IL jeweils in 3 gleichgrosse Abschnitte unterteilt. Die Reaktionen der Weibchen

wurden für jeden Abschnitt gesondert erfasst. Es zeigt sich, dass während des ersten Drittels der Initiallaichphase der überwiegende Teil der Eier gefressen, während des letzten Drittels aber ausgespuckt wurde. Das mittlere Drittel nimmt eine Zwischenstellung ein. (Dieser Befund gilt nicht nur für die Summe aller Versuche, sondern auch für jeden einzelnen Laichakt). Ab dem Zeitpunkt, da zum erstenmal Ausspucken auftrat - ungefähr in der Mitte der Initiallaichphase -, wurde kein weiteres Ei mehr gefressen. Andererseits war zuvor nie ein Ei ausgespuckt worden. Es folgen also zwei in sich stabile Phasen im Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern aufeinander, die Fressphase und die Ausspuckphase. Die meisten während der Ausspuckphase aufgenommenen Eier wurden sofort wieder ausgespuckt, ein kleiner Teil blieb bis zu einigen Minuten im Maul. Solange sich noch ein Ei im Maul befand, wurden keine zusätzlichen Eier mehr aufgenommen. Erst nachdem dieses wieder ausgespuckt war, erfolgten weitere Eiaufnahmebewegungen.

An die Ausspuckphase schliesst sich die eigentliche Brutpflegephase, hier als Behaltephase bezeichnet, an: Eier werden aufgenommen und im Maul behalten. Von Zeit zu Zeit werden diese im Maul sekundenlang durchgewirbelt. Der genaue Zeitpunkt des Übergangs zur Behaltephase geht aus dieser Untersuchung nicht hervor, da gegen Ende der Initiallaichphase in den meisten Fällen nur noch wenige Eier in der Laichgrube lagen und somit oft längere Pausen zwischen den Reaktionen des Weibchens entstanden. Fest steht aber, dass die Behaltephase spätestens mit dem Austritt der 1.Eiportion einsetzt. Ein Fall, in dem das Weibchen bereits gegen Ende der Initiallaichphase 5 Eier aufnahm und im Maul behielt, deutet darauf hin, dass dieser Umstimmungsschritt auch schon vor der ersten Laichabgabe erfolgen könnte.

Beim Vergleich der Aufnahmebewegungen des Weibchens

in den verschiedenen Phasen fiel auf, dass während der Fress- und Ausspuckphase die Eier mehr oder weniger hastig aufgeschnappt, in der Behaltephase aber mit eher langsam gleitenden Bewegungen aufgesaugt werden.

In einem zusätzlichen Experiment wurde geprüft, ob der Eintritt der Ausspuckphase unabhängig davon erfolgt, dass das Weibchen während der vorausgehenden Fressphase Eier zu fressen bekam:

Versuchsreihe 2:

Bei 1o Laichakten wurden erstmals gegen Ende der Initiallaichphase, zu einem Zeitpunkt, da auf Grund der Daten von Tabelle 3b zu vermuten war, dass bereits die Ausspuckphase eingetreten war, etwa 1o Eier auf einmal in die Laichgrube pipettiert.

Ergebnis:

In 3 Fällen wurden die Eier gefressen, in einem Fall wurden zunächst 4 Eier gefressen, die übrigen aber aufgenommen und wieder ausgespuckt. Daraus kann geschlossen werden, dass die Ausspuckphase meistens auch dann eintritt, wenn das Weibchen zuvor keine Gelegenheit hatte, Eier zu fressen. Es handelt sich somit beim Ausspucken nicht um einen durch Sättigung hervorgerufenen Effekt.

2.3. Direkte Kopplung der Umstimmung an den Laichakt

Im vorangegangenen Kapitel wurde gezeigt, dass im Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern während der Initiallaichphase eine Umstimmung eintritt. Nun stellt sich die Frage, ob die Umstimmung auch unabhängig von der Ausführung des Laichaktes erfolgen würde, und somit als ein endogen gesteuerter Vorgang anzusehen ist, oder ob sie an die während des Ablaichverhaltens gezeigten Aktivitäten der Partner gebunden ist. Um dies zu prüfen, wurde in den nun folgenden Versuchen ein Teil der laichbereiten

Weibchen an der Ausführung des Laichaktes, ein anderer Teil zu verschiedenen Zeitpunkten der Initiallaichphase an der Fortführung des Laichaktes gehindert. Dies geschah durch Entfernen des Männchens, da ja die Aktivität des Weibchens von den Bewegungen des Partners abhängt (s.S.32).

Versuchsreihe 1: Unterbrechung des Laichaktes während der Fressphase.

Als Versuchsbecken dienten Aquarien mit geringer Bepflanzung und grobkörnigem Sand als Untergrund. Bei 4 Versuchen wurde das Männchen entfernt, als das die Initiallaichphase einleitende Umkreisen einsetzte, bei 13 Versuchen während der Initiallaichphase in verschiedenen Stadien der Fressphase, gemessen an der Zahl der bereits erfolgten IL. Das Anbieten der Eier erfolgte mit der Pipette, da die Weibchen nie längere Zeit an einer bestimmten Stelle blieben. Alle 1o min wurde die Pipette in das Wasser eingetaucht, bis dicht an das Maul des Weibchens herangeführt und je 1 Ei zu Boden fallen gelassen. Erfolgte keine Reaktion, dann wurde daselbe Ei innerhalb der nächsten 2 min noch 2 mal angeboten. Ausserdem wurde bei jedem Test registriert, ob das Weibchen auf das Eintauchen der Pipette mit Anschwimmen reagierte oder nicht.
Bei den Kontrollversuchen wurde mit Versuchsbeginn aus dem mit 1 nicht laichbereiten Weibchen und 1 Männchen besetzten Becken das Männchen herausgefangen. Anschliessend erfolgten die Anbieteteste wie oben beschrieben. Die Dauer der Testserien variierte. Sie betrug maximal 5 Std (nach Entfernen des Männchens).

Ergebnis (Abb.16a und b):

Obwohl die Tests über mehrere Stunden liefen, wurde in keinem einzigen Fall beobachtet, dass ein Ei aufgenommen und im Maul behalten wurde. Es findet also keine Umstimmung zum Behalten statt. Die Fressphase dauerte weit über den bei ungestörtem Weiterlaufen des Laichaktes zu erwartenden Beginn der Behaltephase an. Weiterhin zeigte sich, dass schon nach wenigen Tests die meisten Versuchstiere regelmässig beim Eintauchen der Pipette ins Wasser auf diese zuschwammen. Offensichtlich hat hier eine Konditionierung stattgefunden.

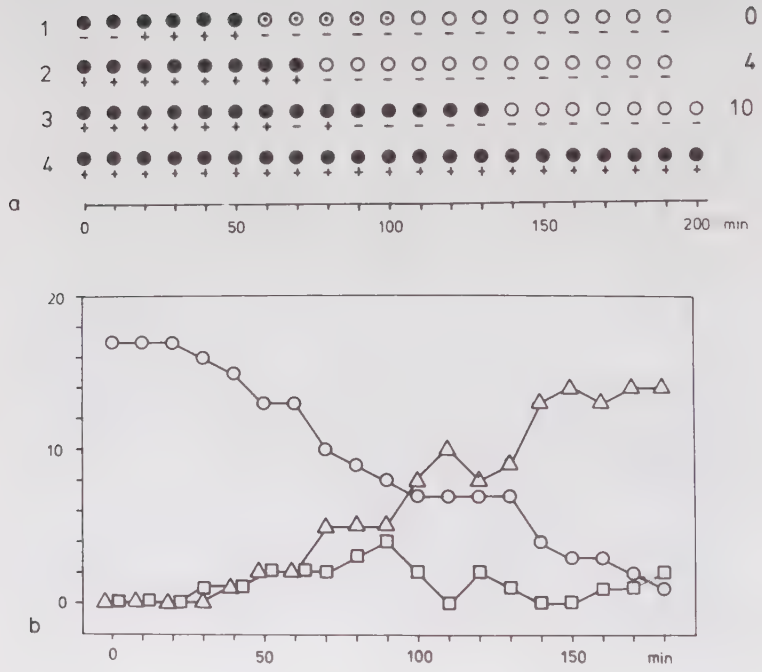

Abb.16a und b. Verhalten des Weibchens in sukzessiven Einbietetests nach Laichaktsunterbrechung.

a 1-5: Beispiele aus der Versuchsgruppe, 4 Beispiel aus der Kontrollgruppe. Abszisse: Zeit in min nach Entfernen des Männchens. ● Fressen, ⊙ Ausspucken, O Nichtbeachten, + Anschwimmen der Pipette, - kein Anschwimmen der Pipette. Rechts: Anzahl der bereits erfolgten IL bei Unterbrechung des Laichaktes.

b Anzahl der Weibchen, die in den sukzessiven Tests mit Fressen (O), Nichtbeachten (△) und Ausspucken (□) reagierten. Abszisse: Zeit in min nach Entfernen des Männchens. 17 Versuche.

Die Fressphase hielt nicht unbegrenzt an. Bei allen Versuchstieren trat nach einiger Zeit eine markante Verhaltensänderung ein: Obwohl die Eier dicht vor dem Kopf des Versuchstieres zu Boden fielen, also von ihm optisch zu erkennen waren, reagierte es nicht mehr darauf. Auch das Anschwimmen der Pipette unterblieb. Gleichzeitig erhöhte sich die allgemeine Schwimmaktivität in auffälliger Weise. War diese Indifferenzphase erst einmal eingetreten, so wurde - bis auf 2 Ausnahmen - kein weiteres Ei mehr gefressen. Die letzte Fressbewegung trat durchschnittlich 97,3 min, das erste Nichtbeachten 1o9,7 min nach Unterbrechung des Laichaktes auf. Die Dauer der Fressphase ist unabhängig von der Anzahl der IL, die das Weibchen vor Unterbrechung des Laichaktes ausgeführt hat, ebenso ist sie unabhängig davon, ob überhaupt IL ausgeführt wurden oder nicht. Der Übergang von der Fress- zur Indifferenzphase erfolgte in unterschiedlicher Weise: In 8 von 17 Fällen trat zwischenzeitlich für eine begrenzte Dauer Ausspucken auf, in den restlichen Fällen ging das Fressen direkt in Nichtbeachten über. Die maximale Dauer der Indifferenzphase ist nicht bekannt, da die Testserien nicht unbegrenzt lange fortgesetzt werden konnten. Fest steht aber, dass sie mindestens einige Stunden lang anhält.

Das Eintreten der Indifferenzphase kann nicht auf Sättigung zurückgeführt werden. In den Kontrollversuchen, mit nicht laichbereiten Weibchen, die teilweise parallel zu den eigentlichen Versuchen und ebenso lange liefen, wurden alle angebotenen Eier aufgenommen und gefressen (s.Beispiel in Abb.16a). Dies zeigen auch 6 Versuche, in denen der Laichakt in der Fressphase unterbrochen wurde und den Weibchen erst 18o min nach Laichaktsunterbrechung mit der Pipette Eier angeboten wurden. Kein Weibchen reagierte in irgendeiner Weise auf die Eier, auch nicht bei mehrmaliger Wiederholung.

Einige mehr beiläufige Versuche zeigen, dass die Indifferenzphase im Verhalten gegenüber Eiern wohl Ausdruck einer generellen Fresshemmung ist: Während der Fressphase mit einer Pipette angebotene Tubifex wurden ausnahmslos gefressen, während der Indifferenzphase aber blieben sie wie auch die Eier unbeachtet (mehrmals wiederholte Versuche mit 5 Weibchen).

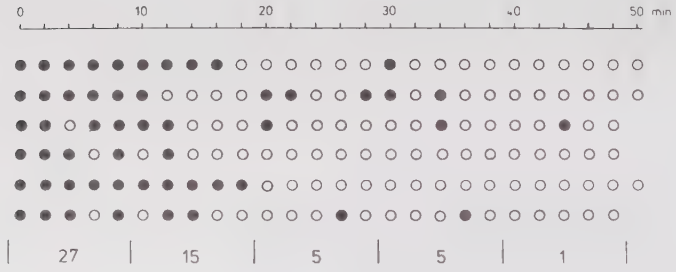

Abb.17. Verhalten von Weibchen gegenüber Eiern, deren Laichakt in der Ausspuckphase unterbrochen wurde. 6 Versuche. Abszisse: Zeit in min nach Entfernen des Männchens. ● Ausspukken, O Nichtbeachten. Untere Zahlenreihe: Gesamtzahl der Ausspuckbewegungen von jeweils 5 sukzessiven Tests.

Versuchsreihe 2: Unterbrechung des Laichaktes während der Ausspuckphase.

Bei 6 Laichakten wurde von Beginn der Initiallaichphase an durch das Anbieten einzelner Eier getestet, ob die Ausspuckphase eingetreten war. Sobald dies der Fall war, wurde das Männchen entfernt. Anschliessend wurde fortlaufend alle 2 min je 1 Ei mit der Pipette, wie oben beschrieben, angeboten. Bei 5 Kontrollversuchen wurden nicht laichbereite Weibchen verwendet, die sich zusammen mit je einem Männchen in einem Becken befanden. Mit Beginn des Versuchs wurde das Männchen entfernt. Daran schlossen sich die Eianbietetests an.

Ergebnis:

Wie Abbildung 17 zeigt, erlischt die Tendenz des Weibchens, Eier aufzunehmen und auszuspucken, allmählich. Nach ungefähr 15-2o min herrscht weitgehend die Indifferenzphase vor. Sie kann - wie bei 2 Versuchen festgestellt wurde - stundenlang andauern (14o min bis 19o min).

Ändert sich das Verhalten eines in der Indifferenzphase befindlichen Weibchens wieder, wenn der Laichakt fortgesetzt wird?

Versuchsreihe 3: Fortführung des Laichaktes nach Eintritt der Indifferenzphase.

In 7 Versuchen wurde ein seit 3o bis 9o min in der Indifferenzphase befindliches Weibchen in das Versuchsbecken zu einem territorialen Männchen gesetzt.

Ergebnis:

Das Männchen balzte das Weibchen sofort an und führte es zur Laichgrube. Noch bevor die erste IL einsetzen konnte, wurden über das Anbieterohr 1o Eier in die Grube pipettiert. In 6 Fällen wurden die Eier nicht beachtet, in einem Fall erfolgte Ausspucken. Die Eier wurden 1 bis 2 min später entfernt und - nachdem einige IL erfolgt waren - erneut angeboten. Diesmal erfolgte 5 mal Ausspucken, einmal Fressen und einmal Fressen und Ausspucken hintereinander. Sobald also das Ablaichverhalten wieder einsetzt, verschwindet die Indifferenz des Weibchens und macht ähnlichen Verhaltensweisen Platz, wie sie beim Anbieten von Eiern in der Initiallaichphase eines Laichaktes, der nicht unterbrochen wurde, zu beobachten sind.

Schlussfolgerungen:

Fasst man die Ergebnisse aller drei Versuchsreihen zusammen, so lässt sich sagen, dass die Umstimmung im Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern in einer in kausa-

ler Beziehung noch näher aufzuklärenden Weise an den Ablauf des Ablaichverhaltens geknüpft ist. Weiterhin zeigte sich eine vom Ablaichverhalten weitgehend unabhängige Verhaltensänderung: Bei laichbereiten Weibchen setzt bei Verhinderung und nach Unterbrechung des Laichaktes mit dem Fortschreiten der Zeit eine Fresshemmung ein, die wahrscheinlich nicht auf Eier beschränkt sondern allgemein wirksam ist.

2.4. Zeitliche Beziehungen der Umstimmung zur Abfolge von Laichsequenz und Laichpause

Wie gezeigt wurde, ist die Umstimmung im Verhalten gegenüber Eiern eng an das Ablaichverhalten geknüpft. Man darf sich von einer genaueren Bestimmung der Zeitpunkte des Übergangs von der einen Phase zur nächsten Hinweise auf die für die Umstimmung massgebenden besonderen Kausalbedingungen versprechen. Es wurde untersucht, in welcher zeitlichen Beziehung die Umstimmung zur Abfolge von Laichsequenz und Laichpause und zum erstmaligen Auftreten der Aufnahmestellung steht.

Versuchsreihe 1:

Die Versuche fanden in dem Versuchsbecken statt. Mit der 1. IL begann, mit Beginn der Laichphase endete das Protokoll. Es wurden L, B, Mm und Mw sowie die Reaktionen des Weibchens auf angebotene Eier registriert. Sobald die erste IL einsetzte, wurden über das Anbieterohr etwa 1o Eier in die Laichgrube pipettiert. Im weiteren Verlauf wurden je nach Bedarf noch 2 bis 3 mal jeweils 5 bis 1o Eier hinzugefügt, so dass sich während der ganzen Initiallaichphase einige Eier in der Laichgrube befanden. Durch das wiederholte Anbieten von Eiern wurde das allgemeine Verhalten der Tiere nicht gestört.
Bei der Auswertung der Protokolle ergaben sich einige Schwierigkeiten: Da die auf Eier gerichteten Bewegungen des Weibchens nicht immer dicht aufeinander folgten, konnten die Zeitpunkte des Übergangs von der einen zur nächsten Phase nicht exakt ermittelt werden. Es wurden die Zeitpunkte der je-

weils ersten und letzten auf Eier gerichteten Bewegungen des Weibchens einer jeden Phase festgestellt. In der dazwischen liegenden Zeitspanne muss die Umstimmung zur nächstfolgenden Phase erfolgt sein. Dieser Zeitraum wird im folgenden als Übergangszeitspanne bezeichnet.

Ergebnis:

In Tabelle 4 sind einige Daten zur zeitlichen Lage der Umstimmungsphasen aufgeführt. Sie erlauben eine genauere Spezifizierung der auf S. 43 gemachten Angaben. Der Übergang vom Fressen zum Ausspucken geschah ungefähr in der Mitte der Initiallaichphase. Auch der Übergang vom Ausspucken zum Behalten erfolgte in 7 von 1o Fällen noch in der Initiallaichphase, in 3 Fällen mit dem Austritt der ersten Eiportion. Im Durchschnitt betrug die Dauer der Behaltephase innerhalb der Initiallaichphase 3,5 min. Die Übergangszeitspanne zwischen Fressen und Ausspucken dauerte im Durchschnitt 50 s, zwischen Ausspucken und Behalten 74 s.

Bei dem Versuch, die zeitliche Lage der Übergangszeitspannen relativ zum Muster von Laichsequenz und Laichpause zu bestimmen, ergab sich folgendes Bild:

Bezüglich des Übergangs vom Fressen zum Ausspucken begann die Übergangszeitspanne in 5 von 1o untersuchten Laichakten in einer Laichpause und endete in der nächstfolgenden Laichpause, schloss also eine Laichsequenz ein. In den restlichen 5 Fällen lag sie innerhalb einer Laichpause, schloss also keine Laichsequenz ein. Für die letztere Möglichkeit gibt Abbildung 18a ein Beispiel.

Dagegen lag zwischen dem letzten Ausspucken und dem ersten Behalten in allen 1o Fällen eine Laichsequenz. Auffallend war, dass das erste Behalten immer unmittelbar im Anschluss an eine Laichsequenz (7 mal in der Initiallaichphase, 3 mal nach der ersten Laichsequenz der Laichphase) oder schon während der abschliessenden

	Initiallaich-phase insgesamt	Letztes Fressen	Erstes Ausspucken	Letztes Ausspucken	Erstes Behalten
Zeit in s	1227 (366)	530 (258)	580 (242)	945 (135)	1019 (293)
Anzahl der IL	28,5 (9,7)	13,0 (8,2)	14,6 (7,3)	22,4 (9,5)	24,2 (9,8)
Anzahl der Laich-sequenzen	12,7 (3,7)	5,2 (2,5)	5,6 (2,3)	9,2 (3,2)	10,2 (3,0)

Tab.4. Zeitliche Einordnung der Umstimmungsphasen innerhalb der Initiallaichphase. Es sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (Klammer) von 1o Versuchen angegeben. Alle Angaben sind vom Auftreten der 1. Initiallaichbewegung an gerechnet.

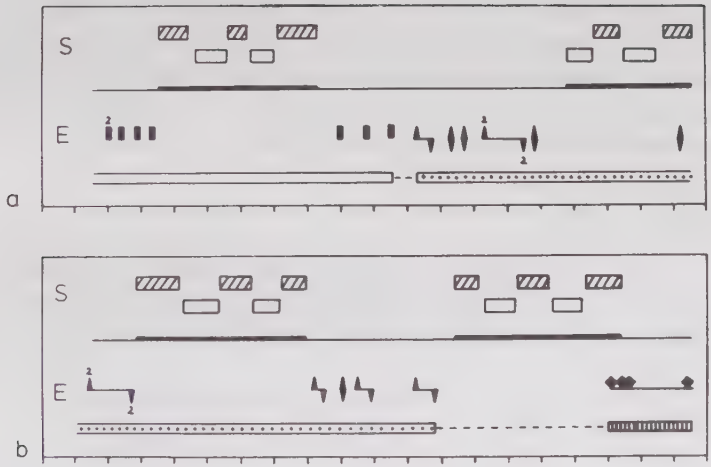

Abb.18a und b. Übergänge von der Fress- zur Ausspuckphase (a) und von der Ausspuck- zur Behaltephase (b) in ihren zeitlichen Beziehungen zur Abfolge von Laichsequenz und Laichpause. Je ein Beispiel. Abszisse: Zeit in 1o s-Abschnitten.
S Sexualbewegungen: Besamensbewegung, Laichbewegung, dünne waagrechte Linie: Laichpause, dicke waagrechte Linie: Laichsequenz. E Verhalten des Weibchens gegenüber angebotenen Eiern: Fressen, Aufnehmen (Dreieck mit Spitze nach oben) und Ausspucken (Dreieck mit Spitze nach unten), waagrechte Linie: Verweildauer der Eier im Maul, Aufnehmen und Behalten. Die Ziffern geben die Anzahlen der betreffenden Eier an; Symbole ohne Ziffern: jeweils ein Ei. Fressphase, Ausspuckphase, Behaltephase.

Besamensbewegung der Laichsequenz auftrat (Beispiel in Abb.18b). Weiterhin ist bemerkenswert, dass sich mit dem ersten Aufnehmen und Behalten von Eiern die Bereitschaft des Weibchens Aufnahmebewegungen nach Eiern zu machen, im Vergleich zur Ausspuckphase schlagartig erhöht. Dennoch wurden nicht bei jeder Aufnahmebewegung Eier aufgenommen. Vielmehr berührte das Weibchen die Eier oft nur noch mit den Lippen ohne sie ins Maul zu nehmen. Worauf dieses als Berühren bezeichnete Verhalten zurückzuführen ist, wird später noch untersucht werden (s.S. **66**).

Versuchsreihe 2:

Wie schon früher erwähnt (S.**31**), treten Aufnahmestellung und Aufnahmebewegungen bereits während der Initiallaichphase auf, obwohl noch keine Eier austreten. Um zu prüfen, ob das erstmalige Auftreten der Aufnahmestellung mit einer bestimmten Umstimmungsphase korreliert ist, wurde folgende Versuchsreihe durchgeführt:

In 8 Versuchen wurden wenige s nach dem erstmaligen spontanen Auftreten der Aufnahmestellung 1o Eier in die Laichgrube des Versuchsbeckens pipettiert.

Ergebnis:

In 3 Fällen wurden die Eier gefressen, 4 mal wurden sie aufgenommen und wieder ausgespuckt, einmal aufgenommen und im Maul behalten. Es lässt sich daraus schliessen, dass das Auftreten der Aufnahmestellung keineswegs Ausdruck der Bereitschaft des Weibchens ist, Eier auch tatsächlich aufzunehmen und im Maul zu behalten, sondern relativ unabhängig vom Stadium der Umstimmung entsteht.

Schlussfolgerungen:

Zusammengefasst zeigen die Versuche, dass lediglich

beim Übergang von der Ausspuck- zur Behaltephase eine konstante zeitliche Beziehung zu einem Strukturelement des Ablaichverhaltens vorliegt: Dieser Umstimmungsschritt scheint direkt an den Vollzug einer Laichsequenz gegen Ende der Initiallaichphase (oder zu Beginn der Laichphase) gebunden zu sein. Es ist zu vermuten, dass dieser zeitlichen Korrelation ein ursächlicher Zusammenhang zugrundeliegt, zumal im vorigen Abschnitt eine kausale Abhängigkeit der Umstimmung vom Vollzug des Laichaktes nachgewiesen wurde.

2.5. Irrelevanz der Besamensbewegung des Männchens und des Maulstösselns des Weibchens

In den vorherigen Versuchen hat sich gezeigt, dass das Ablaichverhalten für die Umstimmung unerlässlich ist. Da sich dieses Verhaltensmuster aus einer Reihe von Bewegungselementen zusammensetzt, (vgl.Abb.12) stellt sich die Frage, ob nicht bestimmte Bewegungselemente für die Umstimmung verantwortlich sind, andere dagegen ohne Bedeutung sind. Mit der Möglichkeit, das Männchen während des Laichaktes durch eine Attrappe zu ersetzen, steht eine Methode zur Verfügung, die es erlaubt, einzelne Bewegungselemente aus dem Ablaichverhalten zu eliminieren (s.S.34).

In einer ersten Versuchsreihe wurde geprüft, ob sich die Eliminierung der Besamensbewegungen und des Maulstösselns des Weibchens auf die Umstimmung auswirkt.

Versuchsreihe 1:

Die Attrappenversuche wurden unter den auf S.7 beschriebenen Bedingungen (Verwendung isoliert gehaltener Weibchen, Laichaktsverzögerung um 3 bis 5 Stunden) durchgeführt. Ab der 1. IL befand sich die Männchenattrappe den ganzen Laichakt über in T-Stellung. Sobald sich das Weibchen in der Laichgrube befand, wurden über das Anbieterohr 1o Eier in die Grube pipettiert. Gefressene Eier wurden ersetzt, so dass sich ständig einige Eier in der Laichgrube

befanden. Es wurden 7 Versuche durchgeführt. Um den Einfluss der Laichaktsverzögerung auf das Verhalten beurteilen zu können, wurden 6 normale Laichakte mit nichtisolierten Weibchen, ebenfalls nach einer Hinauszögerung von 3-5 Stunden und mit Anbieten von Eiern, beobachtet.

Ergebnis:

Wie schon früher erwähnt (S.35), laichen die Weibchen in Laichakten mit permanenter T-Stellung der Männchenattrappe normal ab und nehmen die Eier ins Maul. Diese Versuchsreihe bestätigt dies insofern als gegen Ende der Initiallaichphase oder zu Beginn der Laichphase beobachtet wurde, dass angebotene Eier aufgenommen und im Maul behalten wurden. Die Eliminierung der Bewegungen B und Mw, sowie der Ersatz des Mm durch die permanente T-Stellung der Attrappe, beeinträchtigen also die Umstimmung nicht.

Über diese Feststellung hinaus ergaben sich einige interessante Aspekte:

In Tabelle 5 sind einige Daten zur Charakterisierung des Laichaktverlaufes angegeben. Versuchs- und Kontrollgruppe unterscheiden sich kaum bezüglich der erfassten Parameter. Dagegen lassen sich Unterschiede zu den Ergebnissen der Versuchsreihe 1 des vorangegangenen Kapitels feststellen: Die Zahl der IL ist niedriger, somit ist die Initiallaichphase kürzer; die Variabilität der gemessenen Parameter ist höher. Diese Veränderungen sind, da kein Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe besteht - lediglich auf die Hinauszögerung des Laichaktes zurückzuführen, nicht etwa auf die Anwendung der Attrappentechnik.

In der letzten Spalte der Tabelle 5 ist die Aufeinanderfolge der einzelnen Phasen im Verhalten des Weibchens gegenüber Eier dargestellt. Sowohl bei der Versuchs- als auch bei der Kontrollgruppe ergibt sich im

	Anzahl IL	Dauer Initial-laichphase	Zeitpunkt erstes Behalten	Verhalten gegenüber Eiern
I a	7	620	620	A [A] B
b	3	370	270	I [I A B] B
c	35	1820	1480	I [A B] B
d	5	190	-	F [F] F
e	11	750	170	I [A B] B
f	9	540	250	F [F A B] B
g	6	240	240	F [F+A] B
$\bar{x}$	10,9	647	525	
s	11,0	555	493	
II a	9	460	330	F [F A B] B
b	23	1115	890	I [F B] B
c	11	850	110	I [I B] B
d	17	840	840	I [A B] B
e	13	690	560	F [F+A] B
f	7	440	170	I [A B] B
$\bar{x}$	13,3	732	483	
s	5,9	258	335	

Tab.5 Reaktion des Weibchens auf während der Initiallaichphase angebotene Eier nach einer Laichaktsverzögerung von 3 bis 5 Std.
I a-g: Versuchsgruppe (Männchenattrappe in permanenter T-Stellung), II a-f: Kontrollgruppe (normale Männchen). Zeitangaben in s vom Auftreten der ersten Initiallaichbewegung an gerechnet. Letzte Spalte: Aufeinanderfolge der einzelnen Phasen im Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern: A Ausspucken, I Nichtbeachten, F Fressen, B Behalten, F+A Fressen und Ausspucken durcheinander; Buchstaben vor Kasten: Verhalten unmittelbar vor Beginn der Initiallaichphase; im Kasten: Verhalten während der Initiallaichphase; nach Kasten: Verhalten zu Beginn der Laichphase. $\bar{x}$ Mittelwert, s Standardabweichung.

Gegensatz zu der Versuchsreihe 1 des vorigen Kapitels ein recht uneinheitliches Bild. Schon beim ersten Eieranbieten kurz vor Beginn der Initiallaichphase reagierten die Tiere unterschiedlich: Bei der Versuchsgruppe wurde 3 mal Fressen und 4 mal Indifferenz festgestellt. Mit Beginn der Initiallaichphase wurde die Lage noch verworrener. Die Fressphase kann z.B. ganz wegfallen (I a, b, c, e; II c, d, f) oder sie kann die ganze Initiallaichphase über andauern (I d) oder sie ist als solche nicht eindeutig zu identifizieren (I g, II e). Im letzteren Fall folgen Fressen und Ausspucken unregelmässig aufeinander. Diese erhöhte Variabilität und Unbestimmtheit des Verhaltens Eiern gegenüber ist, da zwischen Versuchs- und Kontrollgruppe keine wesentlichen Unterschiede bestehen, ebenfalls auf die Hinauszögerung des Laichaktes zurückzuführen. Es lassen sich somit keine Aussagen über die Beziehung des Umstimmungszeitpunktes vom Fressen zum Ausspucken zum Muster der IL machen.

Dagegen erfolgten bei allen Laichakten der Versuchsgruppe (ausser bei I d, Sonderfall) und der Kontrollgruppe - analog zum normalen Laichakt - die ersten Eiaufnahmebewegungen der Behaltephase unmittelbar im Anschluss an die letzte IL einer Laichsequenz gegen Ende der Initiallaichphase. Abbildung 19 gibt ein Beispiel davon.

In einer weiteren Versuchsreihe wurde der zu Versuchsreihe 1 komplementäre Versuch durchgeführt: L und Mm (bzw. T-Stellung) wurden ausgeschaltet, B und Mw dagegen blieben erhalten.

Versuchsreihe 2:

Bei 2 Laichakten, die unter denselben Bedingungen wie die Laichakte der Versuchsreihe 1 stattfanden, wurde nach der Induzierung der ersten IL die Attrappe so gehalten, dass keine T-Stellung auftrat und somit auch keine IL mehr ausgelöst werden konnten. Dagegen wurde

die Attrappe in unregelmässigen Abständen (1o bis 3o s) in der Besamenshaltung präsentiert (die Flanke dem Weibchen zugewandt, Imitation der Besamensbewegung durch leichtes Vibrieren der Flossen), was beim Weibchen Maulstösseln auslöste. Die Versuchsdauer betrug 6o und 78 min. Während der gesamten Versuchszeit befanden sich ständig Eier in der Laichgrube.

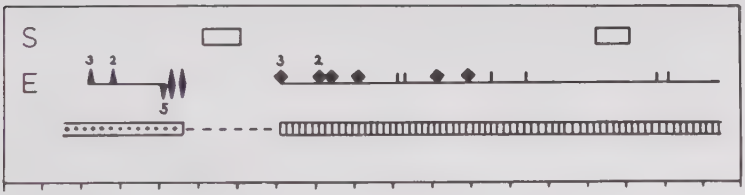

Abb.19. Übergang von der Auspuck- zur Behaltephase bei einem Laichakt mit Männchenattrappe in permanenter T-Stellung. ! Berühren von Eiern mit den Lippen, weitere Erläuterungen s.Abb.18.

Ergebnis:

Es zeigte sich, dass unter diesen Bedingungen keine Umstimmung zum Behalten erfolgte: Das eine Weibchen verhielt sich während des ganzen Versuches den angebotenen Eiern gegenüber völlig indifferent, auch dann, wenn sie durch den Wasserstrom bewegt wurden. Das andere Weibchen schwankte unregelmässig zwischen Fressen und Ausspucken hin und her. Warum sich beide Tiere so unterschiedlich verhielten, kann nicht erklärt werden.

Schlussfolgerungen:

Zusammenfassend ist festzustellen, dass die Eliminierung der Besamensbewegung des Männchens und des Maulstösselns des Weibchens die Umstimmung nicht behindert.

Diese tritt dagegen bei Wegfall des Maulstösselns des Männchens (bzw. T-Stellung) und damit der Laichbewegungen des Weibchens nicht ein. Die Tatsache, dass der Übergang vom Ausspucken zum Behalten unmittelbar im Anschluss an eine Gruppe von Laichbewegungen oder einer einzelnen Laichbewegung gegen Ende der Initiallaichphase erfolgt, weist auf die überragende Bedeutung der Laichbewegung für die Umstimmung hin.

2.6. Bedingungen für die Aufrechterhaltung der Brutpflegebereitschaft

Die Behaltephase dauert bis über das Ende der Laichphase an. Während der Finallaichphase angebotene Eier werden ebenfalls aufgenommen und behalten. Es stellt sich nun die Frage, ob diese Bereitschaft des Weibchens zur Aufnahme und zum Behalten von Eiern sozusagen automatisch weiter anhält, sobald sie erst einmal eingetreten ist, oder ob ihre Fortdauer von bestimmten Bedingungen abhängt. In den nun folgenden Versuchen wurde der Einfluss zweier möglicher Faktoren untersucht. Zum einen wäre es denkbar, dass die Fortdauer der Behaltephase vom weiteren Fortgang des Laichaktes abhängt. Zum anderen könnte die Eiaufnahme selbst oder die sich daraus ergebende Anwesenheit von Eiern im Maul eine Wirkung haben.

Die Versuche begannen zu einem Zeitpunkt, da mit Sicherheit die Behaltephase erreicht ist, nämlich mit dem Austritt der ersten Eiportion. Sie fanden in dem Versuchsbecken statt.

2.6.1. Die Bedeutung des Ablaichverhaltens

Um den Einfluss der Eiaufnahme auszuschalten, wurden die Weibchen an der Aufnahme der eigenen Eier gehindert. Zunächst wurde geprüft, ob die Bereitschaft zu Aufnahme

und Behalten von Eiern während der auf den Eiaustritt folgenden Laichpause anhält (Versuchsreihe 1). In zwei weiteren Versuchsreihen wurde untersucht, wie sich die Unterbrechung (Versuchsreihe 2) und Wiederaufnahme (Versuchsreihe 3) des Laichaktes auf diese Bereitschaft auswirken.

Versuchsreihe 1:

Die 1.Eiportion wurde vor dem Aufnehmen entfernt. Pro Laichakt wurden in einem bestimmten Zeitabstand (5-1o, 2o-3o, 5o-6o s) nach Austritt der Eiportion über das Anbieterohr 1o Eier in die Laichgrube pipettiert (durchschnittliche Dauer der 1. Laichpause der Behaltephase 65 s). Es wurde registriert wie sich das Weibchen in den auf das Anbieten folgenden 6o s gegenüber den Eiern verhält.

Versuchsreihe 2:

Wie Versuchsreihe 1, mit dem Unterschied, dass kurz nach Entfernen der Eiportion das Männchen herausgefangen und somit der Laichakt unterbrochen wurde. Anbietezeitpunkte: 5o-6o und 22o-3oo s danach. (Späteres Anbieten war nicht möglich, da bei Abwesenheit des Männchens das Weibchen mit fortschreitender Zeit die Tendenz hat, von der Laichgrube fernzubleiben).

Ergebnis:

Zu allen Zeitpunkten der Laichpause wurden in den meisten Fällen die Eier aufgenommen und behalten (Tab.6a). Die Unterschiede zwischen den zu verschiedenen Zeiten erzielten Ergebnissen sind nicht signifikant (Exakter Test von FISHER). Dagegen ergaben sich beim Versuch mit Laichaktsunterbrechung signifikante Unterschiede. Vergleicht man das Verhältnis der zusammengefassten Werte für 5o-6o s der Spalten A, F, I (Tab.6b) zu dem Wert in Spalte B mit dem Verhältnis der Werte in den Spalten A, F, I zu B für 22o-3oo s, so ergibt sich Signifikanz ($p < 0{,}01$, FISHER-Test). Fasst man die Spalten B, A, F derselben Tabelle zusammen und vergleicht diese Werte mit denen der Spalte I, so ergibt sich ebenfalls Signi-

fikanz ($p < 0{,}02$, FISHER-Test). Zum früheren Zeitpunkt werden die Eier also häufiger behalten, zum späteren Zeitpunkt dagegen häufiger nicht beachtet. Die Bereitschaft, Eier aufzunehmen und zu behalten, sinkt also ab, wenn der Laichakt durch Entfernen des Männchens unterbrochen wird, und geht allmählich in Indifferenz (in wenigen Fällen auch in Fressen) über. Diese Verhaltensänderung hängt nur von der Zeit ab, ist also primär auf endogene Ursachen zurückzuführen.

Ändert sich das Verhalten gegenüber Eiern wieder, wenn der Laichakt fortgesetzt wird?

	Zeit in s	B	A	F	I	n
	5- 10	10	-	-	-	10
a	20- 30	8	2	-	-	10
	50- 60	8	-	2	-	10
b	50- 60	7	1	2	-	10
	220-300	2	-	2	6	10
	50- 60	9	-	-	-	9
c	220-300	8	-	-	2	10
	500-600	7	-	-	1	8

Tab.6.
Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern, die in verschiedenen Zeitabständen nach Austritt der ersten Eiportion angeboten wurden. B: Behalten, A: Ausspucken, F: Fressen, I: Nichtbeachten. n Anzahl d.Versuche (Laichakte).
Tab.6a: Vers.reihe 1
b: Vers.reihe 2
c: Vers.reihe 4
Die Ziffern geben die Zahl der Versuche (Laichakte) an, bei denen die entsprechende Reaktion erfolgte.

Versuchsreihe 3:

Die 1.Eiportion und das Männchen wurden entfernt. Je nachdem, ob das Weibchen die Bereitschaft erkennen liess, in der Laichgrube zu verweilen oder sich zu entfernen, wurden 4 oder 2 min später 1o Eier in die Laichgrube pipettiert. Insgesamt wurden 9 Versuche durchgeführt. In 3 Fällen nahm das Weibchen die Eier

auf und behielt sie. In den restlichen 6 Fällen, in denen Fressen (2 mal) oder Indifferenz (4 mal) eintrat, wurde 4 bis 7 min nach Versuchsbeginn das Männchen in das Becken zurückgesetzt. Ab diesem Zeitpunkt befanden sich ständig Eier in der Laichgrube. Es wurde registriert, ob sich das Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern mit dem Wiedereinsetzen des Laichaktes änderte oder nicht.

Ergebnis:

In 5 Fällen wurden unmittelbar nach der ersten L nach Einsetzen des Männchens Eier aufgenommen und behalten. Ein Weibchen, das während der Laichaktsunterbrechung Eier gefressen hatte, zeigte nach der ersten L Ausspucken und erst nach der nächstfolgenden L Behalten. Bei den L, nach denen Behalten eintrat, handelte es sich in 2 Fällen um eine SL (Scheinlaichbewegung), in 4 Fällen um eine L mit Eiaustritt. In diesen letzteren Fällen wurden sowohl die eigenen als auch die fremden Eier aufgenommen.

Mit der Fortsetzung des Ablaichverhaltens setzt also auch wieder die Bereitschaft des Weibchens ein, Eier aufzunehmen und zu behalten. Insbesondere scheinen die Laichbewegungen, ob mit oder ohne Eiaustritt, eine gewichtige Rolle zu spielen.

2.6.2. Die Bedeutung der Eiaufnahme

Um zu prüfen, wie sich die Aufnahme von Eiern bzw. die Anwesenheit von Eiern im Maul auf das Verhalten gegenüber später angebotenen Eiern auswirkt, wurde den Weibchen Gelegenheit geboten, die erste Eiportion aufzunehmen.

Versuchsreihe 4:

Nach der Aufnahme der ersten Eiportion wurde das Männchen entfernt. In verschiedenen Zeitabständen wurden 1o Eier in die Grube pipettiert. Pro Laichakt wurde ein derartiger Test durchgeführt. Das Verhalten der Weibchen in den darauffolgenden 6o s wurde registriert.

Da Weibchen mit Eiern im Maul länger in der Laichgrube bleiben als Weibchen ohne Eier, konnten auch noch 1o min nach der 1.Eiportion Eier angeboten werden.

Ergebnis:

Wie Tabelle 6c zeigt, sind auch noch 1o min nach Laichaktsunterbrechung Weibchen, welche die 1.Eiportion aufgenommen haben, zum Aufnehmen und Behalten weiterer Eier bereit. Beim Vergleich der Ergebnisse für 22o-3oo s von Tabelle 6b und c ergibt sich Signifikanz, wenn man die Spalte B gegen die Summe aller übrigen Spalten testet ($p < 0{,}05$, FISHER-Test). Bei Aufnahme einer Eiportion hält also die Bereitschaft zum Aufnehmen und Behalten weiterer Eier länger an als bei Weibchen, deren Maul leer ist.

Es muss noch vermerkt werden, dass - ähnlich wie bereits auf S. **54** erwähnt - nicht alle angebotenen Eier aufgenommen wurden: In fast allen Fällen kam es sehr häufig vor, dass die Eier immer wieder nur mit den Lippen berührt wurden (Näheres darüber s.S. **66**).

Schlussfolgerungen:

Die eingangs angesprochene Möglichkeit, dass die Bereitschaft zum Eiaufnehmen und -behalten automatisch weiter anhält, muss verworfen werden. Vielmehr hat sich herausgestellt, dass mindestens zwei Bedingungen die Fortdauer dieser Bereitschaft beeinflussen: Wird es dem Weibchen verwehrt, eigene Eier aufzunehmen, so ist der Fortgang des Laichaktes, insbesondere der Vollzug der Laichbewegungen für das Andauern der Bereitschaft unerlässlich. Dieser Faktor ist insbesondere während des noch in der Initiallaichphase liegenden Abschnitts der Behaltephase von Bedeutung. Hat dagegen das Weibchen eigene Eier aufnehmen können, so hält die Brutpflegebereitschaft auch dann noch längere Zeit an, wenn die Laichbewegungen entfallen. Dies dürfte vor allem während

der Laichphase eine wichtige Rolle spielen. Es kann allerdings nichts darüber gesagt werden, ob der Vollzug der Eiaufnahme als solcher oder die Anwesenheit von Eiern (oder eventuell auch anderer Objekte) im Maul von Bedeutung sind.

2.7. Ergänzende Beobachtungen über das Behalten fremder Eier im Maul

Wie schon in der Einleitung erwähnt, wird das eigene Gelege solange im Maul behalten (7 bis 10 Tage), bis die Jungen schwimmfähig geworden sind und entlassen werden können. Daselbe wurde bei den Versuchen beobachtet, in denen das Weibchen zusätzlich zu den eigenen Eiern noch fremde, etwa 1 Tag alte Eier aufnahm. Was geschieht aber, wenn ein Weibchen anstelle eigener Eier nur fremde Eier aufnehmen kann? Wird das fremde Gelege wie im Normalfall voll ausgetragen?

Um diese Frage zu beantworten, wurden Versuche durchgeführt, in denen die Aufnahme eigener Eier entweder durch Entfernen aller austretender Eier oder durch Unterbrechung des Laichaktes noch vor Erscheinen der ersten Eiportion verhindert wurde.

Bei allen 13 Versuchen zeigte sich übereinstimmend, dass die fremden Gelege wie die eigenen bis zur vollen Schwimmfähigkeit der Jungen ausgetragen werden. Für die Durchfuhrung der Brutpflege im Maul ist es also nicht von Bedeutung, ob es sich um eigene oder um fremde Eier handelt. Auch das Alter des Geleges zum Zeitpunkt der Aufnahme scheint (zumindest bis zu 1 Tag) keine wesentliche Rolle zu spielen.

3. Die Selektivität bei der Aufnahme von Eiern in das Maul

3.1. Die Unterscheidung vom Weibchen selbst abgelaichter Eier und angebotener Fremdeier

3.1.1. Vorbemerkungen

Wie schon früher erwähnt (S.54 und S.64), wurde bei einigen Versuchen beobachtet, dass Weibchen in der Behaltephase nicht alle angebotenen Eier aufnahmen sondern recht häufig lediglich mit den Lippen berührten, die Aufnahmebewegung abbrachen und die Eier liegen liessen. Hin und wieder wurde daselbe Ei mehrmals hintereinander mit den Lippen berührt, ohne dass eine Aufnahme erfolgte. Dieses Verhalten - von nun an als Berühren bezeichnet - wurde in diesen Versuchen nur gegenüber angebotenen fremden, etwa 1 Tag alten Eiern gezeigt. Bei der Aufnahme der eigenen Eiportionen dagegen wurde ein solches Berühren nicht beobachtet. Allerdings ist anzunehmen, dass auch hier die Eier, bevor sie in die Buccalhöhle aufgesaugt werden, kurzfristig mit den Lippen des Weibchens in Kontakt geraten. Da aber im Gegensatz zum oben geschilderten Fall keine Unterbrechung des Aufnahmevorgangs eintritt, fällt dies nicht weiter auf.

Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass das Weibchen unter gewissen Bedingungen im Augenblick des Lippenkontakts durch die Wahrnehmung bestimmter an die Eier gebundener Reize die Entscheidung treffen kann, ob ein Ei aufgenommen wird oder nicht. Im folgenden soll nach einer einleitenden Präzisierung des beobachteten Sachverhalts untersucht werden, unter welchen Bedingungen diese Selektion auftritt und aufgrund welcher Merk-

malsunterschiede die Eier unterschiedlich behandelt werden.

Die Versuche fanden im Versuchsbecken statt. Bei Versuchen mit Eianbieten wurden die Aufnahmebewegungen des Weibchens gegenüber den angebotenen Eiern in ihrer Reihenfolge erfasst und danach unterschieden, ob sie zum Aufnehmen oder zum Berühren führten. Bei der endgültigen Auswertung der Protokolle wurden die Zeitabstände zwischen den einzelnen Bewegungen nicht berücksichtigt.

3.1.2. Anwesenheit von Eiern im Maul als Vorbedingung der Unterscheidung

Um zunächst die erwähnten Beobachtungen experimentell abzusichern, wurden Weibchen in verschiedenen Stadien der Laichphase in standardisierten Tests fremde, etwa 1 Tag alte Eier angeboten.

Versuchsreihen 1 und 2:

1) Kurz nach der Aufnahme der 1.Eiportion wurde das Männchen entfernt. 5o bis 7o s später wurden 1o Eier über das Anbieterohr in die Laichgrube pipettiert (8 Versuche).
2) Das Weibchen nahm die 1.bis 4.Eiportion auf; danach wurde wie oben verfahren (6 Versuche).

Ergebnis:

Wie die unteren Kurven in Abbildung 20a und b zeigen, reagierten die Weibchen auf die angebotenen Eier tatsächlich weit häufiger mit Berühren als mit Aufnehmen. Auffallend war, dass trotz der geringen Aufnahmequote die Aufnahmebewegungen in recht hoher Anzahl erfolgten.

Nun stellt sich die Frage, ob sich das Verhalten des Weibchens gegenüber den angebotenen Eiern ändert, wenn es zuvor an der Aufnahme der eigenen Eiportionen gehindert worden war.

Versuchsreihen 3 und 4:

Wiederholung der oben beschriebenen beiden Versuchsreihen, mit dem Unterschied, dass alle ausgetretenen eigenen Eier entfernt wurden (8 bzw. 6 Versuche).

Ergebnis:

Wie die oberen Kurven der Abbildung 20a und b zeigen, reagierten die Weibchen auf die angebotenen Eier im Gegensatz zu den Versuchsreihen 1 und 2 weit häufiger mit Aufnehmen als mit Berühren. Die Unterschiede zwischen den Kurvenverläufen der Versuchsserien 1 und 2 und denen der Versuchsserien 3 und 4 sind signifikant (bei den Versuchen mit Aufnahme bzw. Entfernen der 1.Eiportion (1 und 3) für z = 9: $p < 0{,}01$, bei den Versuchen mit Aufnahme bzw. Entfernen der 1.bis 4.Eiportion (2 und 4) für z = 8: $p < 0{,}01$, U-TEST). Das Berühren tritt also in weit stärkerem Masse auf, wenn das Weibchen zuvor Eier aufnehmen konnte.

Eine detailliertere Untersuchung zeigt, dass es bei diesem Effekt keine Rolle spielt, ob eigene oder fremde Eier aufgenommen wurden: In Tabelle 7a werden für den Versuch 3 (Entfernen der 1.Eiportion) die Anteile des Aufnehmens und Berührens an der Gesamtzahl der ersten 5 Aufnahmebewegungen aller 8 Tiere mit den entsprechenden Daten für die darauffolgenden 4 Bewegungen verglichen. Bei den letzteren kommt Berühren signifikant häufiger vor als bei den ersteren ($p < 0{,}01$ CHI-QUADRAT-TEST). Dagegen ergibt sich beim Vergleich der entsprechenden Daten für die Versuchsreihe 1 (Aufnehmen der 1.Eiportion) kein signifikanter Unterschied. Eine genaue Analyse des Kurvenverlaufs von Versuchsreihe 3 zeigt, dass bei den ersten beiden Aufnahmebewegungen nie, bei der 3. nur in einem Fall, mit jeder weiteren Bewegung aber immer häufiger Berühren auftrat. Dies ist so zu interpretieren, dass durch die Aufnahme selbst fremder einen Tag alter Eier in das zuvor leere Maul das Weibchen in zunehmendem Mass dazu veranlasst wird, auf weitere Eier mit Berühren zu reagieren.

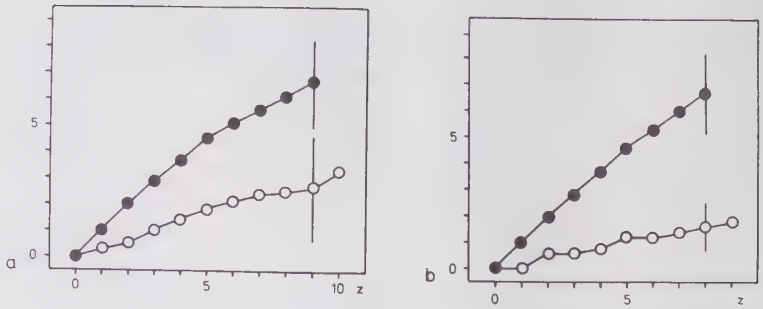

Abb.20a. (Versuchsreihen 1 und 3) und b (Versuchsreihen 2 und 4). Relativer Anteil von Aufnehmen und Berühren an den Aufnahmebewegungen bei Anbieten von fremden, etwa 1 Tag alten Eiern, a: nachdem das Weibchen seine erste Eiportion aufgenommen hatte (untere Kurve ○) bzw. nachdem diese entfernt worden war (obere Kurve ●), b: ebenso nach Aufnahme bzw. Entfernen der 4 ersten Eiportionen. Abszisse (z): Gesamtzahl der seit Testbeginn erfolgten Aufnahmebewegungen, Ordinate: Anzahl der Aufnahmebewegungen, die mit Aufnahme von Eiern endeten. Mittelwerte; für z = 8 bzw. z = 9 auch Standardabweichungen. Aus der Differenz zwischen den Abszissen- und Ordinatenwerten ergibt sich der Anteil des Berührens an den Aufnahmebewegungen, z.B. Abb.20a untere Kurve, z = 6: von den ersten 6 aufeinander folgenden Aufnahmebewegungen führten im Durchschnitt 2 zur Aufnahme von Eiern, 4 endeten mit Berühren, die obere Kurve zeigt hier ein Verhältnis von etwa 5 zu 1 an.

Die Versuche zeigen, dass die Aufnahme, bzw. die Anwesenheit von Eiern im Maul, gleichgültig ob es sich dabei um eigene oder um fremde Eier handelt, den Anteil des Berührens im Verhalten gegenüber 1 Tag alten fremden Eiern erheblich steigert.

		Aufnehmen	Berühren	S
a	Bewegung 1 bis 5	37	3	40
	Bewegung 6 bis 9	16	16	32
	S	53	19	72

		Aufnehmen	Berühren	S
b	Bewegung 1 bis 5	15	25	40
	Bewegung 6 bis 10	13	27	40
	S	28	52	80

Tab.7a und b. Relative Anteile von Aufnehmen und Berühren an der Gesamtzahl der ersten 5 und den darauf folgenden Aufnahmebewegungen. a Versuchsreihe 3 (Entfernen der 1.Eiportion), b Versuchsreihe 1 (Aufnahme der 1.Eiportion), S Summe. Es sind die Summen von je 8 Versuchen dargestellt.

3.1.3. Unabhängigkeit der Unterscheidung vom Zeitpunkt der Reaktion auf die Eier

Ein Faktor, der in den vorangegangenen Versuchen die Aufnahmerate beim Anbieten fremder Eier beeinflusst ha-

ben könnte, war möglicherweise der Zeitpunkt, zu dem die Tests durchgeführt wurden. Die Weibchen nahmen die eigenen Eier unmittelbar nach Austritt der Eiportion auf. Wenn sie nun auf die angebotenen fremden Eier hauptsächlich mit Berühren reagierten, könnte es eine Rolle gespielt haben, dass sie in den betreffenden Tests erst 5o bis 7o s nach Austritt einer Eiportion zur Reaktion kamen. Diese Möglichkeit wurde in Versuchen überprüft, in denen die Weibchen unmittelbar nach der Eiablage zwischen den eigenen und den fremden, etwa 1 Tag alten Eiern wählen konnten.

Versuchsreihe 1:

Nach Ablage und Aufnahme der 2.oder 3.Eiportion wurde der Laichakt durch Entfernen des Männchens unterbrochen. 6o bis 12o s später wurden so viele fremde Eier angeboten, dass sich ständig Eier in der Laichgrube befanden. Nach 2 min wurde das Männchen zurückgesetzt, der Laichakt wurde fortgesetzt, die nächste Eiportion trat aus. Jetzt lagen eigene zusammen mit fremden Eiern in der Laichgrube, erstere als kompakter Haufen, letztere regellos verstreut. Beide Eisorten konnten daher gut voneinander unterschieden werden. Es wurden vom Anbieten der ersten Fremdeier an sämtliche Aufnahmebewegungen des Weibchens registriert und nach Aufnehmen und Berühren unterschieden (5 ausgewertete Versuche).

Ergebnis:

Wie üblich schwamm das Weibchen nach der Ablage der Eiportion in einem halbkreisförmigen Bogen zurück, gelangte somit in die T-Stellung relativ zum Männchen und in die Nähe der eigenen Eier (s.auch S.15). Daher erfolgten die ersten Aufnahmebewegungen meist gegenüber eigenen Eiern. Erst später wandte sich das Weibchen den verstreut liegenden fremden Eiern zu. Wie Abbildung 21a zeigt, wurden die eigenen Eier ausnahmslos aufgenommen, die angebotenen Fremdeier dagegen fast immer berührt. Dieser Befund lässt noch keine eindeutigen Schlussfolgerungen zu. Die Unterschiede im Verhalten gegenüber den

eigenen und fremden Eiern könnten sich auch in diesem Versuch aus den unterschiedlichen Zeitpunkten ergeben, zu denen das Weibchen auf die Eier reagierte. Um diese Möglichkeit zu überprüfen, wurden die Versuche mit einer methodischen Veränderung wiederholt.

Versuchsreihe 2:

Dieselben Bedingungen wie bei Versuchsreihe 1, mit einem Unterschied: Während der zum Austritt einer Eiportion führenden Laichbewegung wurde der den Boden der Laichgrube bildende Schieber leicht bewegt, ohne dass dadurch die Position der Eier wesentlich verändert wurde. Dies beeinträchtigte nicht die Laichbewegung, führte aber in vielen Fällen dazu, dass das Männchen seine Besamensbewegung unterliess. Dadurch wurde nach Ende der Laichbewegung die Orientierung des Weibchens auf seine Eiportion unterbrochen. Die ersten Aufnahmebewegungen erfolgten daher meist gegenüber fremden Eiern. Erst später wandte sich das Weibchen dann den eigenen Eiern zu. (4 auswertbare Versuche).

Ergebnis:

Abbildung 21b zeigt, dass auch unmittelbar nach Ablage einer Eiportion (die ersten Aufnahmebewegungen erfolgten wenige s danach) fremde, 1 Tag alte Eier kaum aufgenommen, sondern meist lediglich berührt werden. Eigene Eier dagegen werden auch noch zu einem wesentlich späteren Zeitpunkt (bis zu 1,5 min) ausnahmslos aufgenommen. Der Unterschied im Verhalten gegenüber beiden Eisorten ist also unabhängig vom Zeitpunkt, zu dem die Reaktion erfolgt, sowie unabhängig von der Reihenfolge und der räumlichen Verteilung, in der die Eier angeboten werden. Vielmehr muss die Ursache für die Verhaltensunterschiede in unterschiedlichen Eigenschaften der Eier selbst zu suchen sein.

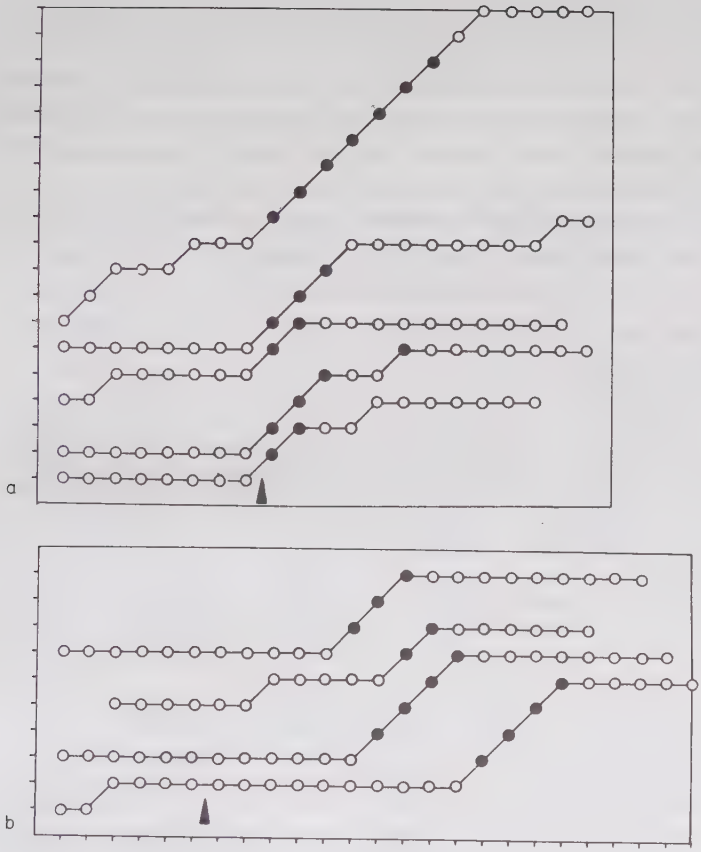

Abb.21a und b. Verhalten des Weibchens gegenüber frisch abgelaichten eigenen und 1 Tage alten fremden Eiern vor und nach Austritt einer Eiportion. a Versuchsserie 1, b Versuchsserie 2 (vgl.Text). Jeder Versuch ist in einer besonderen Kurve dargestellt. Abszisse: Reihenfolge der auf die Eier gerichteten Aufnahmebewegungen. Ordinate: Jede Verschiebung der Kurven um eine Einheit nach oben bedeutet Aufnahme von Eiern; Nichtveränderung des Ordinatenwertes bedeutet Berühren von Eiern; die Kurven beginnen der Übersichtlichkeit wegen m.verschiedenen Ordinatenwerten. Pfeil: Austritt d.Eiportion. O Verhalten gegenüber fremden Eiern, ● Verhalten gegenüber eigenen Eiern.

3.1.4. Das Alter der Eier als massgebende Bedingung der Unterscheidung

Die zuvor geschilderten Versuche zeigten, dass die Weibchen fremde, etwa 1 Tag alte Eier von den frisch abgelegten eigenen Eiern im Moment des Lippenkontaktes unterscheiden. Beide Eisorten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Herkunft und ihres Alters. Es fragt sich nun, von welcher diesen beiden Bedingungen das unterschiedliche Verhalten des Weibchens abhängt. Zur Klärung dieser Frage wurden Versuche durchgeführt, in denen den Weibchen eigene, jedoch unterschiedlich alte Eier angeboten wurden.

Versuchsreihe 1:

Die Weibchen konten die 1.und 4.Eiportion aufnehmen, dann wurde der Laichakt durch Entfernen des Männchens unterbrochen. Die Eier der 2.und 3.Portion waren entfernt und über das Abflussrohr des Versuchsbeckens in einem Becherglas gesammelt worden, um sie später dem Weibchen wieder anbieten zu können. Je nach Dauer der an die Ablage der 4.Eiportion anschliessenden Laichaktsunterbrechung waren sie dann verschieden alt. Um bei den Tests mit den vorangegangenen Versuchen vergleichbare Bedingungen zu schaffen, wurde nach unterschiedlich langer Unterbrechung der Laichakt durch Wiedereinsetzen des Männchens wieder in Gang gebracht. Nach Austritt und Aufnahme der 5.Eiportion wurde das Männchen wieder entfernt. 6o bis 12o s später begannen drei Tests: Zunächst wurden zur Kontrolle 1o fremde, etwa 1 Tag alte Eier (1), anschliessend 1o eigene, aus der 2.oder 3.Eiportion stammende Eier unterschiedlichen Alters (2) und abschliessend nochmals zur Kontrolle wieder fremde, etwa 1 Tag alte Eier (3) angeboten. Diese Tests dauerten jeweils 1 bis 2 min. Nach Ende eines jeden Tests wurden die übriggebliebenen Eier entfernt. Kurz darauf begann der nächste Test. Es wurden die Aufnahmebewegungen des Weibchens in ihrer Reihenfolge registriert. Ein Teil der Versuche misslang. 15 Versuche verliefen ohne Störungen und kamen in die Auswertung.

Ergebnis:

Wie Abbildung 22a zeigt, überwog in allen Kontrolltests bei weitem das Berühren. Eigene Eier wurden bis zu

einem Alter von etwa 15 bis 2o min überwiegend aufgenommen, waren sie aber älter, wurden sie wie die fremden Eier in den Kontrolltests hauptsächlich nur noch berührt. Die unterschiedlichen Reaktionen scheinen demnach vom Alter, nicht von der Herkunft der Eier abzuhängen.

Zur Absicherung dieses Resultats wurden Versuche durchgeführt, in denen den Weibchen fremde Eier unterschiedlichen Alters angeboten wurden.

Versuchsreihe 2:

Die 1. und 2. Eiportion wurde aufgenommen, dann wurde das Männchen entfernt. 1 bis 2 min später wurden, wie oben beschrieben, die drei Tests durchgeführt. Im Test (2) wurden anstelle der eigenen Eier fremde Eier verschiedenen Alters angeboten. Diese waren während zuvor erfolgten oder gleichzeitig ablaufenden anderen Laichakten sofort nach ihrem Austritt, noch bevor das Besamen des Männchens einsetzte, mit der Pipette entfernt worden. Die Eier wurden ebenfalls in einem Becherglas aufgehoben. Auch hier misslang ein grosser Teil der Versuche. 14 Versuche konnten ausgewertet werden.

Ergebnis:

Wie Abbildung 22b zeigt, tritt auch im Verhalten gegenüber Fremdeiern bei einem Alter von etwa 2o bis 3o min ein Einschnitt ein: Jüngere Eier werden meist aufgenommen, ältere Eier dagegen meist nur berührt. Somit wurden die Ergebnisse der ersten Versuchsreihe voll bestätigt.

Es lässt sich also mit genügender Verlässlichkeit behaupten, dass das unterschiedliche Verhalten des Weibchens gegenüber Eiern vom Alter der Eier, nicht aber davon abhängt, ob es sich um eigene oder um fremde Eier handelt.

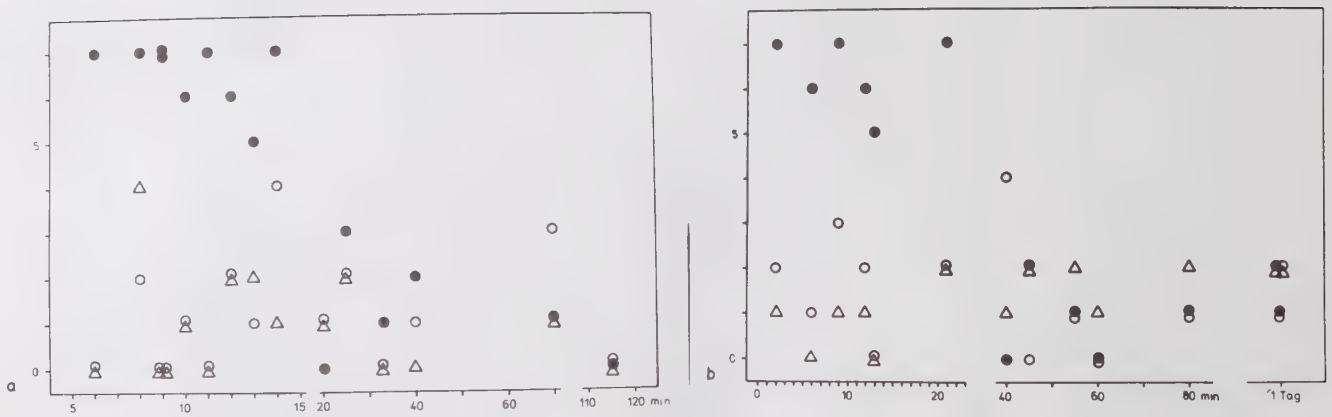

Abb.22a und b. a: Aufnahme angebotener eigener Eier verschiedenen Alters im Vergleich zur Aufnahme 1 Tag alter Fremdeier. ● Eigene Eier (Test 2), ○ Fremdeier vor (Test 1), △ nach den eigenen Eiern (Test 3) angeboten. Abszisse: Alter der eigenen Eier zum Zeitpunkt der Tests, Ordinate: Anteil der Eiaufnahmen an den ersten 7 Aufnahmebewegungen pro Test. Insgesamt 45 Tests mit 15 Versuchstieren. b: Aufnahme angebotener fremder Eier verschiedenen Alters im Vergleich zur Aufnahme 1 Tag alter Fremdeier. ● Fremde Eier verschiedenen Alters (Test 2), ○ Kontrolltests mit 1 Tag alten fremden Eiern vor (Test 1), △ und nach (Test 3) den Tests mit verschieden alten Eiern. Abszisse: Alter der fremden Eier im Test (2). Ordinate: wie bei a. Insgesamt 42 Tests mit 14 Versuchstieren.

3.2. Altersunabhängige Eigenschaften der Eier als Bedingungen für ihre Aufnahme in das Maul

Wie die bisherigen Untersuchungen gezeigt haben, spielt bei der Unterscheidung frisch abgelegter und älterer Eier der Kontakt mit den Lippen eine entscheidende Rolle. Nun fragt es sich, ob nicht bestimmte, beiden Eisorten gemeinsame Eigenschaften dafür verantwortlich zu machen sind, dass es überhaupt zu einer Aufnahmebewegung kommt. Einige Versuche dienen der Vorklärung des Problems.

Versuchsreihe 1: Weibchen mit Eiern im Maul.

Nach der Aufnahme der 2.Eiportion wurde das Männchen entfernt. 5o bis 7o s später wurden verschiedene Eiattrappen angeboten, jeweils 1o derselben Sorte pro Versuch und Laichakt. Als Objekte wurden verwendet: Gelbe und schwarze Plastilineier (gleiche Grösse und Form wie natürliche Eier), Senfkörner (nach Aufquellen im Wasser, Längsdurchmesser etwa 2 mal so gross wie Eidurchmesser, Färbung wie bei den Eiern gelblichorange) und Steinchen (etwas grösser als Eier, unregelmässig kantige Form, graue Färbung). Zum Vergleich wurden in zusätzlichen Versuchen etwa 1 Tag alte fremde Eier angeboten. Es wurde in der 1. Minute nach Testbeginn gezählt, wieviele Aufnahmebewegungen erfolgten und wieviele davon lediglich mit dem Berühren der Objekte endeten.

Ergebnisse s. Tabelle 8.

Bei fremden Eiern, gelben Plastilineiern und Senfkörnern ist die durchschnittliche Anzahl der Aufnahmebewegungen wesentlich höher als bei schwarzen Plastilineiern und Steinchen. Zwischen den Werten der erstgenannten 3 Sorten bestehen keine signifikanten Unterschiede (U-Test). Der Anteil des Berührens ist in allen Fällen weit grösser als der Anteil des Aufnehmens. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Sorten sind nicht signifikant (U-Test).

	Anzahl der Aufnahme-bewegungen insgesamt	Anzahl der Aufnahmen in die Mundhöhle	Anzahl der Versuche
1 Tag alte Fremdeier	15,5 (4,o)	3,3	6
Senfkörner	14,8 (4,8)	0,8	4
Plastilineier, gelb	12,5 (5,8)	0	6
Plastilineier, schwarz	2,0 (2,8)	0	4
Steinchen	1,7 (2,6)	0	6

Tab.8. Verhalten des Weibchens gegenüber verschiedenen Testobjekten, die 5o bis 7o s nach der Aufnahme der 2. Eiportion angeboten wurden. Mittelwerte und Standardabweichenungen (in Klammern). Nähere Erläuterungen s. Text.

Versuchsreihe 2: Weibchen ohne Eier im Maul.

Die 1.Eiportion wurde entfernt, sofort danach wurden je 1o Testobjekte derselben Sorte angeboten. Es wurden Senfkörner (5 Versuche), gelbe Plastilineier (4 Versuche) und Steinchen (4 Versuche) verwendet.

Ergebnis:

Senfkörner und Plastilineier wurden zwar häufig aufgenommen, aber stets sofort wieder ausgespuckt; Steinchen wurden in der Regel nicht beachtet, nur selten wurde eines aufgenommen und dann wieder ausgespuckt.

Schlussfolgerungen:

Aus der Versuchsreihe 1 kann geschlossen werden, dass die Weibchen mit Eiern im Maul vor allem durch optische Reize zu Aufnahmebewegungen stimuliert werden. Chemische Reize scheinen keine wesentliche Rolle zu spielen. Vor allem die gelblich-orangene Färbung scheint als Reizmerkmal wirksam zu sein. Ob dabei mehr die Farbqualität oder die Helligkeit von Bedeutung ist, bleibt offen. Weiterhin zeigte sich, dass das Weibchen nicht nur auf artei-

gene Eier sondern vermutlich auch auf viele andere Objekte mit entfernter Eiähnlichkeit mit Berühren reagiert. Offensichtlich sind die während den ersten 2o bis 3o min nach dem Austritt aus dem Genitalporus bestehenden Eigenschaften der Eier, die zu ihrer Aufnahme in das Maul führen, hochspezifisch.

Die Ergebnisse der Versuchsreihe 2 zeigen, dass auch bei Weibchen ohne Eier im Maul optische Reize für die Auslösung von Aufnahmebewegungen massgebend sind (Steinchen bleiben liegen im Gegensatz zu den anderen Objekten). Im Unterschied zu Weibchen mit Eiern im Maul jedoch scheint die zusätzliche Prüfung der Objekte auf Grund des Lippenkontakts keine Rolle zu spielen. Vielmehr werden die Objekte zunächst in das Maul aufgenommen, werden aber wieder ausgespuckt, sofern sie nicht bestimmte Kriterien erfüllen. Hier findet also eine Unterscheidung auf Grund von in der Buccalhöhle wahrgenommenen Reizen statt. Diese Möglichkeit ist bei Weibchen mit Eiern im Maul nicht verwirklicht, vermutlich deshalb, weil jeweils das ganze in der Buccalhöhle befindliche Gelege ausgespuckt werden müsste.

Zusammengefasst machen die Versuche deutlich, dass das Weibchen mehrere Möglichkeiten besitzt, um eigene Eier von unerwünschten Objekten zu unterscheiden. Bemerkenswert ist, dass je nachdem, ob sich Eier in der Buccalhöhle befinden oder nicht, verschiedene Unterscheidungsmechanismen eingesetzt werden.

4. Das Verhalten des Männchens gegenüber Eiern

Bei normalem Laichaktsverlauf sind die Bewegungen von Männchen und Weibchen so aufeinander abgestimmt, dass das Männchen meist nicht direkt mit den Eiern in Berührung kommt. Lediglich kurz vor Beginn der an eine Eiablage anknüpfenden Besamensbewegung befindet sich das Männchen für Bruchteile einer Sekunde mit dem Maul ganz dicht an den Eiern. Bis auf wenige Ausnahmen (siehe unten) aber nimmt es keine Eier ins Maul. Meist beginnt das Weibchen schon während der Besamensbewegung Eier aufzusammeln, so dass sich nach ihrer Beendigung der grösste Teil der Eiportion im Maul befindet und schon allein dadurch einem möglichen Zugriff entzogen ist.

Versuche, in denen während des Laichaktes zusätzlich zu den eigenen noch fremde Eier angeboten wurden, zeigten, dass das Männchen während Laichsequenzen kaum auf die in der Laichgrube liegenden Eier reagierte, während Laichpausen aber durchaus eine gewisse Neigung zu erkennen gab, Eier aufzunehmen und zu fressen oder aus der Laichgrube herauszutransportieren und wieder auszuspucken. Seine Bereitschaft, überhaupt auf Eier zu reagieren, war in allen Phasen der Versuche im Vergleich zum Weibchen weit geringer ausgeprägt. Offensichtlich setzt die erhöhte Bewegungsaktivität während den Laichsequenzen die Reaktionsbereitschaft des Männchens gegenüber Eiern herab.

In 6 von mehreren hundert beobachteten Laichakten nahm ein Männchen Eier auf und behielt sie längere Zeit im Maul. Ein Männchen tat dies in zwei aufeinanderfolgenden Laichakten (dann nicht mehr). In allen Fällen nahm das Männchen nur einen Teil der ausgetretenen Eier auf, jedoch von mehreren Eiportionen. Der Rest wurde

vom Weibchen aufgenommen. Die Aufnahme erfolgte entweder kurz vor Beginn oder kurz nach Ende der auf eine Eiablage folgenden Besamensbewegung. Die Eier blieben mindestens zwei Tage, in einem Fall sogar 8 Tage lang im Maul. Im letzteren Fall hatten sich einige wenige schwimmfähige Junge entwickelt, die vom Männchen betreut und bei Gefahr sogar wieder ins Maul genommen wurden. Die "maulbrütenden" Männchen unterschieden sich weder im Aussehen noch im Verhalten von den übrigen Männchen. Sie behielten auch während der "Brutpflege" ihre territoriale Prachtfärbung bei, balzten Weibchen an und reagierten auf andere Männchen mit Imponieren und Angriffen. Diese Beobachtungen und die Tatsache, dass in drei der 6 Fälle experimentelle Eingriffe verschiedener Art in das Ablaichverhalten erfolgt waren, deuten daraufhin, dass die Ursachen für die Verhaltensabweichung eher in den jeweiligen situativen Bedingungen als im Zustand des inneren Milieus (z.B. endokrine Faktoren) des Männchens zu suchen sind.

IV. DISKUSSION

1. Die Struktur des Laichaktes

Der Eiablage und -aufnahme geht eine im Vergleich zu anderen Maulbrüterarten (HEINRICH 1967) extrem lang andauernde einleitende Verhaltensphase, die Initiallaichphase voraus, deren Bewegungsmuster sich kaum von den übrigen Phasen des Laichaktes unterscheidet. Auffälligste Eigenschaft des Verhaltens beim Ablaichen ist die den ganzen Laichakt durchziehende periodische Alternation von Laichsequenz und Laichpause. Die Laichsequenzen sind von einer hohen sexuellen Aktivität sowie von einer engen Koordination der Bewegungen beider Partner gekennzeichnet. Besamens- und Laichbewegungen, jeweils mit gleichzeitigem Maulstösseln des Partners in der T-Stellung, wechseln einander in stereotyper Weise ab. In den Laichpausen ist das Weibchen sexuell so gut wie inaktiv. Dagegen tritt im Verlauf der Initiallaichphase in zunehmendem Mass die Tendenz auf, zu Beginn der Laichpausen die Aufnahmestellung einzunehmen und sozusagen Aufnahmebewegungen ins Leere zu machen, obwohl keine Eier vorhanden sind. Sobald Eier ausgetreten sind, entwickelt sich aus diesem zunächst funktionslos erscheinenden Verhalten die Aufnahme der Eier in das Maul. Das Männchen beteiligt sich nicht am Aufsammeln der Eier. Es behält in den Laichpausen zwar eine gewisse sexuelle Aktivität, jedoch im Vergleich zu den Laichsequenzen mit einer eher zufälligen zeitlichen Verteilung der betreffenden Bewegungen.

Bei der Beantwortung der Frage, wodurch dieses Muster zustande kommt, kann von der experimentell gesicherten Feststellung ausgegangen werden, dass das Männchen über den ganzen Laichakt hinweg die Reize produ-

ziert, die das Weibchen benötigt, um seine Bewegungen auszuführen. In diesem Zusammenhang ist auf die besondere Bedeutung der T-Stellung des Männchens hinzuweisen. Mit Attrappen in T-Stellung liessen sich die Laichbewegungen des Weibchens auslösen, allerdings nur, wenn die Laichakte künstlich verzögert worden waren. Es ist anzunehmen, dass diese Verzögerung zur Erhöhung der Laichbereitschaft und damit der Ansprechbarkeit der Versuchstiere führte. So lässt sich vielleicht auch erklären, dass in den Attrappenversuchen das Maulstösseln entfallen konnte, das in der natürlichen Situation regelmässig in der T-Stellung erfolgt. Man darf vermuten, dass das Maulstösseln, wohl auf dem Wege zusätzlicher taktiler Reizung, im normalen Laichakt die Wirkung der T-Stellung unterstützt. Auf der anderen Seite konnte experimentell gezeigt werden, dass das Maulstösseln des Weibchens von den Besamensbewegungen des Männchens ausgelöst wird. Diese einfachen Reiz-Reaktionsbeziehungen genügen aber nicht zur Erklärung des Geschehens. Zwar kommen ohne die spezifische Anregung des Männchens keine Laichbewegungen zustande, doch unterliegt die Bereitschaft des Weibchens, auf den vom Partner gebotenen Reiz zu reagieren, regelmässigen Schwankungen. Während einer Folge von Laichbewegungen ist diese Bereitschaft hoch, in den darauf folgenden Laichpausen geht sie verloren. Die durchschnittliche Dauer dieser Schwankungen stimmt in etwa mit der durchschnittlichen Dauer einer Laichsequenz + Laichpause überein. Da diese Bereitschaftsschwankungen auch dann auftreten, wenn man die äussere Reizsituation konstant hält, ist anzunehmen, dass sie weitgehend endogen bedingt sind.

Es liegt nahe, in diesen Bereitschaftsschwankungen einen der wesentlichen Faktoren zu sehen, welche die zeitliche Struktur des Ablaichverhaltens bestimmen.

Dies sei mit folgender Modellvorstellung erläutert: In den Laichpausen setzt das Männchen in unregelmässigen Zeitabständen immer wieder zum Maulstösseln an. Da aber das Weibchen zunächst nicht reaktionsbereit ist, bzw. seine Bereitschaft unter einem hypothetisch anzunehmenden Schwellenwert liegt, erfolgt eine Laichbewegung erst dann, wenn ein Maulstösseln des Männchens zufällig in einer Phase stattfindet, in der das Weibchen, endogen bedingt, wieder reaktionsbereit bzw. der Schwellenwert erreicht ist. Aus dieser ersten Laichbewegung entwickelt sich über die vom Weibchen ausgehenden Rückmeldungen an den Partner die charakteristische stereotype Abfolge einer Laichsequenz. Im Verlauf derselben steigert sich die Intensität der aufeinanderfolgenden Laichbewegungen bis zu einem Maximum; dann bricht die Sequenz ab, unabhängig davon, ob Eier ausgetreten sind oder nicht. Das Weibchen reagiert nicht mehr auf das Maulstösseln des Männchens. Wahrscheinlich führt das Erreichen der maximalen Intensität der Laichbewegung zu einem längerfristigen Verlust der Reaktionsbereitschaft. Eine Laichpause tritt ein. Erst nach einer gewissen Zeit hat sich die Reaktionsbereitschaft, endogen bedingt, soweit regeneriert, dass die nächste Laichsequenz anlaufen kann. usw.

Dieses Modell erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Ungeklärt bleiben vor allem die Reize, die von seiten des Weibchens auf das Männchen wirken. Wie schon in der Balzphase scheint auch in den Laichpausen die blosse Anwesenheit des Partners zu genügen, um das Männchen zu sexueller Aktivität anzuregen. Die im Verlaufe der Laichsequenzen vom Weibchen ausgehenden Rückmeldungen dürften mehr spezifischer Art sein. Die Klärung dieser und mancher anderer Fragen muss weiteren Untersuchungen überlassen bleiben.

2. Die Kopplung der Eiaufnahme zur Brutpflege an den Laichakt

Die Bereitschaft des Weibchens, Eier aufzunehmen und im Maul zu behalten, ist nicht in allen Phasen des Fortpflanzungszyklus vorhanden. Wie die Experimente gezeigt haben, erwacht sie erst in der der Eiabgabe vorausgehenden Initiallaichphase. Zu Beginn derselben werden angebotene Eier gefressen, später aufgenommen und wieder ausgespuckt; erst gegen Ende der Initiallaichphase hin, spätestens von der Ablage der ersten Eiportion an, nimmt das Weibchen Eier zur Brutpflege in die Buccalhöhle auf. Es konnte gezeigt werden, dass diese Änderung im Verhalten gegenüber Eiern das Ergebnis einer Umstimmung ist. An dieser scheinen im wesentlichen zwei unterschiedliche Prozesse beteiligt zu sein, nämlich einer, der zum Abbau der Fressmotivation gegenüber Eiern führt und ein anderer, der für den Aufbau der Brutpflegemotivation verantwortlich ist. Diese beiden Motivationen müssen als durchaus eigenständig angesehen werden; die Aufnahme von Eiern in die Mundhöhle als Fressobjekte hat mit ihrer Aufnahme als Objekte der Brutpflege nichts zu tun. Schon die unmittelbare Beobachtung lehrt, dass die beiden Motivationen unterschiedlich zum Ausdruck kommen. Werden Eier gefressen, so geschieht dies mit dem für die Aufnahme von Nahrung typischen hastigen Zuschnappen. Wenn sie jedoch in der Mundhöhle behalten werden, so werden sie mit einer langsam gleitenden Bewegung aufgesaugt. Den besten Beweis für die Unabhängigkeit der beiden Motivationen lieferten Versuche, in denen die Weibchen während des Laichakts unter Einfluss des Appetithemmers Diäthylpropion in einer Dosis standen, die nachweislich die Nahrungsaufnahme vollständig hemmt. Diese Fische laichten

in normaler Weise ab und nahmen die Eier wie gewöhnlich in die Buccalhöhle auf (MROWKA 1973).

Was nun zunächst den Abbau der Fressmotivation als Voraussetzung für die Annahme von Eiern zur Brutpflege betrifft, so ist auf quantifizierende Beobachtungen an Haplochromis burtoni hinzuweisen, aus denen hervorgeht, dass bei dieser Art die Bereitschaft der Weibchen Nahrung (Tubifex) aufzunehmen, im Verlauf von einigen Tagen vor Eintritt der Laichbereitschaft allmählich abnimmt und am Ablaichtag selbst auf einem sehr niedrigen Niveau stagniert (MROWKA, unveröff.). Gab man den Weibchen keine Möglichkeit zum Ablaichen, so erreichte die Fresstendenz einige Tage später wieder ihr normales Ausmass. Da H.burtoni und P.multicolor demselben Verhaltenstyp zuzurechnen sind, kann man annehmen, dass sich P.multicolor nicht viel anders verhält. Hiermit stimmt auch die Beobachtung überein, dass laichbereite multicolor-Weibchen, die vom Männchen isoliert gehalten wurden und daher keinen Laichakt ausführen konnten, meist nicht auf angebotene Eier reagierten (MROWKA, unveröff.).

Die geschilderten Beobachtungen weisen sehr deutlich darauf hin, dass allein schon mit dem Eintritt der Laichbereitschaft eine Drosselung der Fresstendenz verknüpft ist. Diese Hemmung scheint nun mit dem Einsetzen des Laichakts noch verstärkt zu werden. Unterbricht man den Laichakt in der Initiallaichphase, so tritt das Weibchen nach einiger Zeit in ein Stadium der Indifferenz gegenüber angebotenen Eiern ein. Diese Phase wird umso schneller erreicht, je weiter der Laichakt zum Zeitpunkt der Unterbrechung fortgeschritten ist. Es dürfte sich dabei um einen endogen angelegten Prozess handeln, der aber durch den Vollzug des Laichakts beschleunigt wird. Einige beiläufige Versuche zeigten, dass die multicolor-Weibchen in der Indifferenzphase auch die Annahme von

Tubifex verweigern. Deshalb darf angenommen werden, dass die Fresshemmung in diesem Stadium nicht spezifisch auf Eier gerichtet ist sondern allgemein wirkt.

Dem Abbau der Fressmotivation steht der Aufbau der Brutpflegemotivation gegenüber. Diese entsteht in enger Verknüpfung mit dem Vollzug des Ablaichverhaltens, insbesondere der Laichbewegungen. Das Weibchen nimmt nur dann Eier in die Buccalhöhle auf und behält sie darin, wenn es zuvor Laichbewegungen ausführen konnte. Dabei ist es nicht entscheidend, ob diese Laichbewegungen zur Ablage von Eiern führen oder nicht. Der Übergang vom Wiederausspucken zum endgültigen Behalten der Eier erfolgte stets unmittelbar nach einer in einer Laichsequenz integrierten Gruppe von Laichbewegungen gegen Ende der Initiallaichphase. Werden in der Behaltephase die Laichbewegungen unterbunden, so geht die Bereitschaft, angebotene Eier weiterhin anzunehmen, verloren; sie erwacht sogleich wieder, wenn man das Weibchen erneut zu Laichbewegungen anregt. Die Laichbewegungen sind also nicht nur für den Aufbau sondern auch für die Aufrechterhaltung der Brutpflegemotivation unerlässlich.

In einem unter natürlichen Bedingungen ablaufenden Laichakt ist spätestens zum Zeitpunkt der Ablage der 1. Eiportion die Brutpflegemotivation an die Stelle der Fressmotivation getreten, d.h. der Umstimmungsprozess ist beendet. Mit gebotener Vorsicht lässt sich dieser Prozess wie folgt hypothetisch interpretieren. Die vor Beginn des Laichakts bereits auf relativ niedrigem Niveau stehende Fressmotivation wird, wie schon erwähnt, vom Einsetzen des Laichakts an mit der Zeit fortschreitend mehr und mehr gedrosselt, während sich im Zuge der mit Beginn des Laichakts einsetzenden Initiallaichbewegungen die Brutpflegemotivation allmählich aufbaut.

Wenn nun in der Mitte der Initiallaichphase angebotene Eier weder gefressen noch behalten, sondern aufgenommen und wieder ausgespuckt werden, so lässt sich dieses Verhalten hypothetisch als Ausdruck eines Konflikts zwischen den beiden gegensätzlichen Tendenzen verstehen. Der Abbau der einen und der Aufbau der anderen, so wäre anzunehmen, haben in diesem mittleren Zeitabschnitt ein Niveau erreicht, auf dem sich keine gegen die andere durchsetzen kann. Was den Abbau der Fressmotivation betrifft, so wurde die Annahme begründet, dass dieser weitgehend endogen bedingt ist. Es muss aber auch die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass die in der Initiallaichphase entstehende Brutpflegemotivation im Sinne einer zusätzlichen Hemmung jener Motivation wirkt.

Die vorgeschlagene Interpretation musste sich auf einige prinzipielle Hinweise beschränken. Ungeklärt bleiben vor allem die besonderen Bedingungen, die für die zeitliche Übereinstimmung des Endes der Umstimmung mit dem Erscheinen der 1.Eiportion im normalen Laichakt verantwortlich sind.

Übrigens liesse sich die hier skizzierte Modellvorstellung experimentell überprüfen, indem man nämlich Versuchstieren, die unter der Wirkung von Appetithemmern stehen, in der Initiallaichphase Eier anbietet. Bei Hemmung der Fresstendenz müssten die Fress- und Ausspuckphase entfallen; die Behaltephase würde eventuell früher als normal beginnen.

Hormonphysiologische Befunde unterstreichen die enge Verknüpfung von Brutpflege und Sexualverhalten. BARTMANN (1968, und referiert in FIEDLER, 1974)gelang es, durch kombinierte Injektion des Sexualhormons Östradiol und des u.a. als Brutpflegehormon angesehenen Prolaktin bei sexuell inaktiven Weibchen von Tilapia mossambica und Pseudocrenilabrus multicolor Maulbrüten auszulösen.

Die enge Verknüpfung einer Verhaltensweise aus dem Bereich der Brutpflege mit dem Sexualverhalten ist zweifellos eine Besonderheit maulbrütender Cichliden. Wenn ein Vergleich mit einigen sehr anders gelagerten Fällen erlaubt ist, so wäre darauf hinzuweisen, dass beim Stichling (VAN IERSEL 1953, SEVENSTER 1961) und verschiedenen Crenilabrus-Arten (FIEDLER 1964, 1974) Sexual- und Brutpflegeverhalten in einem Verhältnis wechselweiser Hemmung stehen. Über den Labyrinthfisch Trichogaster trichopterus berichtet KRAMER (1971, 1972, 1972, mit LILEY 1971), dass die Bereitschaft des Männchens zur Brutpflege unabhängig vom Ablaichverhalten in erster Linie als Reaktion auf bestimmte von den Eiern ausgehende Reize entsteht.

3. Zum Problem der Evolution des Verhaltens von P.multicolor als Maulbrüter

Wie in der Einleitung bereits erwähnt wurde, stammen die Maulbrüter wahrscheinlich von substratbrütenden Vorfahren ab. Ein Vergleich des Ablaichverhaltens von P. multicolor mit dem der rezenten Substratbrüter und mit anderen Maulbrütern kann Aufschluss darüber geben, welche Verhaltensaspekte sich im Verlaufe der Evolution vom Substratbrüter zum Maulbrüter geändert haben.

Bei den Substratbrütern, beispielsweise Hemichromis bimaculatus (u.a. SCHULTZE 1975, sowie eigene Beobachtungen), bleibt während des Laichaktes stets eine gewisse räumliche Distanz und Unabhängigkeit der Partner voneinander gewahrt. Während das Weibchen laicht, kann das Männchen in der Umgebung umherschwimmen; kehrt das Männchen zur Besamung der Eier an den Laichplatz zurück, so schwimmt das Weibchen nicht selten davon, oder es fährt

mit der Ablage der Eier an einer anderen Stelle fort. In Anbetracht einer so diffusen Bezogenheit der Partner aufeinander kann den Laich- bzw. Besamensbewegungen nur ein geringer Signalwert zukommen. Bei P.multicolor dagegen befinden sich die Partner über das in der T-Stellung erfolgende Maulstösseln fast ständig in engem Kontakt. Ihre Bewegungen dienen über ihren ursprünglichen Zweck der Abgabe der Geschlechtsprodukte hinaus der Stimulation der Partner, sind also zugleich als Signalreize wirksam. Die Herausbildung eines solchen hochspezifischen Kommunikationssystems weist auf ein hohes Evolutionsniveau des Verhaltens von P.multicolor hin. Diese Auffassung steht im Einklang mit der extremen Reduktion der larvalen Haftorgane bei dieser Art (PETERS, in Vorber., s. auch PETERS 1965, ARNOLD, KRIESTEN, PETERS 1968). Der auffälligste Bestandteil jenes Kommunikationssystems, die T-Stellung, kommt auch bei anderen maulbrütenden Cichliden vor, die ihre Eier bereits während des Laichaktes in die Buccalhöhle aufnehmen (Tilapia mossambica, T.nilotica nach HEINRICH 1967, T.variablis nach APFELBACH 1969, Haplochromis burtoni nach eig.Beobachtungen). Ob der T-Stellung bei diesen Maulbrütern eine ähnliche kommunikative Bedeutung zukommt wie bei P.multicolor, muss noch untersucht werden.

Neben Maulbrütern, welche wie P.multicolor die Eier bereits während des Laichakts in die Buccalhöhle aufnehmen, bei denen also der Beginn der Brutpflege in den Laichakt integriert ist, gibt es andere, bei denen die Aufnahme des Geleges erst nach Beendigung des Laichakts stattfindet (Pelmatochromis guentheri, MYBERG 1965, Tilapia galiiaea, T.heudeloti, HEINRICH 1967). Im Hinblick auf dieses Verhalten, aber auch in Bezug auf bestimmte andere Eigenschaften (s. VON KRAFT und PETERS 1963) nehmen diese Arten eine Stellung zwischen hochevoluierten

Maulbrütern und Substratbrütern ein. Von Interesse erscheint die Feststellung, dass die T-Stellung bei Maulbrütern, welche das Gelege erst nach dem Laichakt aufnehmen, fehlt. (s.obige Beispiele). Man kann daher vermuten, dass ihr Erwerb in einem engen funktionellen Zusammenhang mit der Verlagerung der Gelegeaufnahme in den Laichakt hinein steht. Der Selektionsvorteil des über die T-Stellung vermittelten engen Bezogenseins der Partner bei den hochevoluierten Maulbrütern dürfte darin bestehen, dass die Aufnahme der Eier in das Maul bereits kurz nach ihrem Austritt aus dem Genitalporus erfolgen kann, ohne dass die Befruchtung des Geleges beeinträchtigt ist. Diese ist dadurch gewährleistet, dass das Weibchen gleichzeitig mit den Eiern, oder auch danach, Spermaflüssigkeit aufsaugt, so dass die Besamung spätestens in der Buccalhöhle des Weibchens stattfindet (WICKLER 1962). Dies dürfte bei grösserer räumlicher Distanz zwischen den Partnern nicht möglich sein. Man kann die T-Stellung als eine Voraussetzung für die Herausdifferenzierung von eiähnlichen Strukturen ansehen, wie sie sich auf der Analflosse zahlreicher maulbrütender Cichliden vorfinden (WICKLER 1962). Über die optische Anziehung durch diese sogenannten Eiattrappen wird das Weibchen noch enger an das Männchen gebunden; die Aufnahme von Eiern und Sperma in das Maul kann noch schneller und effektiver geschehen.

Im Zuge der Evolution der Maulbrutpflege müssen sich auch die Ansprüche der Elternfische an die Eigenschaften der Eier als Vorbedingung für die Annahme derselben zur Brutpflege gewandelt haben. Während bei Maulbrütern wie P.multicolor das lose Aufliegen der Eier auf dem Untergrund eine der Voraussetzungen für schnelle Aufnahme in die Buccalhöhle bildet, nehmen substratbrütende Cichliden nur auf dem Untergrund fest haftende Eier zur Brutpflege an; lose liegende fressen sie (SCHULTZE 1975,

betr. Hemichromis und Cichlasoma). Wie bei P.multicolor kommt auch bei substratbrütenden Cichliden für die Annahme des Geleges spezifischen optisch wahrgenommenen Qualitäten der Eier eine gewisse Bedeutung zu (WEBER 1970). Bei Substratbrütern sind auch von der Brut ausgehende chemische Reizwirkungen nachgewiesen (KÜHME 1963, MYBERG 1975). Allgemein lässt sich jedoch sagen, dass bei diesen Cichliden eine relativ grosse Toleranz gegenüber Abweichungen des zu betreuenden Geleges im Eistadium von der artspezifischen Norm herrscht, wie mit Erfolg durchgeführte Austauschversuche zwischen Gelegen im Eistadium verschiedener Arten zeigen (NOBLE u. CURTIS 1939, MYBERG 1964, 1966, SCHULTZE 1975). Bei P. multicolor dagegen stellt das Weibchen sehr spezifische Ansprüche an die aufzunehmenden Eier. Es kann zwischen frisch abgelaichten Eiern (Alter bis zu 2o-3o min, von der Ablage an gerechnet) und älteren Eiern unterscheiden, allerdings unter der Voraussetzung, dass sich schon einige Eier in der Buccalhöhle befinden. Erstere werden ausnahmslos aufgenommen, letztere meist lediglich mit den Lippen berührt und liegengelassen. Da die Unterscheidung anscheinend im Moment des Lippenkontaktes mit den Eiern erfolgt, können chemische und/oder taktile Reize zur Wirkung kommen. Letztere sind in Betracht zu ziehen, weil die Eier nach dem Austritt aus der Genitalpapille zunächst eine weiche Konsistenz haben; erst nach und nach, wenn sich durch Quellung der perivitelline Raum bildet, strafft sich die anfangs schlaffe Eihülle, das Ei wird immer starrer und nimmt seine regelmässige Form an. Bei Tilapia ist dieser Vorgang 2-3 Stunden nach der Besamung beendet (PETERS 1963, s.auch DAMBACH 1963). Welches Stadium diesbezüglich die Eier von P.multicolor 2o bis 3o min nach der Ablage erreicht haben, ist nicht bekannt.

V. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

1) Die zeitliche Struktur des Ablaichverhaltens des Kleinen Maulbrüters Pseudocrenilabrus multicolor wurde mit Hilfe statistischer Methoden quantitativ untersucht. In allen Phasen des Laichakts, sowohl in der einleitenden Initiallaichphase als auch in der darauf folgenden Laichphase, in der die Abgabe, das Besamen und die Aufnahme der Eier in die Buccalhöhle des Weibchens erfolgen und in der abschliessenden Finallaichphase, wechseln Zeitabschnitte relativer Aktivität, Laichsequenzen, und Zeitabschnitte relativer Passivität, Laichpausen, einander ab. Die Laichsequenzen bestehen aus einer stereotyp alternativen Abfolge von Laich- und Besamensbewegungen, jeweils mit gleichzeitigem Maulstösseln des Partners. In der Laichphase treten die Eier portionsweise jeweils mit der letzten Laichbewegung einer Laichsequenz aus. Sofort danach, also zu Beginn der sich daran anschliessenden Laichpause, nimmt das Weibchen die Eier in das Maul auf.

2) Die Berechnung von Autokorrelationen der Bewegungsaktivitäten der Partner ergab, dass Laichpause und Laichsequenz periodisch aufeinander folgen.

3) Die Bewegungen des Weibchens werden durch spezifische Bewegungen des Männchens ausgelöst. Versuche mit zuvor isoliert gehaltenen laichbereiten Weibchen, die nach Laichaktsverzögerung und unter Verwendung von Männchenattrappen (s.S.) durchgeführt wurden, zeigen, dass für die Auslösung der Laichbewegung des Weibchens der sogenannten T-Stellung des Männchens entscheidende Bedeutung zukommt. Das in der T-Stellung erfolgende Maulstösseln dürfte eine zusätzliche stimulierende Wirkung haben.

4) Versuche mit Männchenattrappen, die sich ständig in der T-Stellung befanden, zeigten, dass die Bereitschaft des Weibchens auf diesen Reiz mit Laichbewegungen zu antworten, Schwankungen unterliegt, die in etwa im gleichen Rhythmus wie die Abfolge von Laichsequenz und Laichpause im normalen Laichakt, erfolgen. Die Tatsache, dass in diesen Versuchen die äussere Reizsituation konstant blieb, deutet darauf hin, dass diese Bereitschaftsschwankungen endogen gesteuert sind. Es ist zu vermuten, dass sie das zeitliche Muster des Ablaichverhaltens bestimmen.

5) Mit einer speziellen Versuchsvorrichtung (s.Abb.1), die es erlaubt, während des Laichakts zu beliebigen Zeitpunkten Eier zu entfernen oder anzubieten, wurde untersucht, wie die Brutpflegemotivation des Weibchens entsteht. Diese erwacht während der langandauernden Initiallaichphase in mehreren Schritten. Experimentell angebotene Fremdeier werden zunächst gefressen, dann aufgenommen und wieder ausgespuckt und schliesslich ab dem letzten Stadium der Initiallaichphase, in der Regel noch vor dem Austritt der 1. Eiportion, aufgenommen und im Maul behalten.

6) Unterbricht man durch Entfernen des Männchens den Laichakt in der Initiallaichphase, so tritt diese Umstimmung nicht ein. Sie ist also vom Ablaichverhalten abhängig. Einige Zeit nach der Laichaktsunterbrechung setzt eine Fresshemmung ein, die sich wahrscheinlich nicht nur auf Eier bezieht, sondern allgemein wirkt. In weiteren Experimenten wurden die zeitlichen Beziehungen der einzelnen Umstimmungschritte zum Muster von Laichsequenz und Laichpause bestimmt und mit Attrappen untersucht, wie sich die Eliminierung einzelner Elemente des Ablaichverhaltens auf die Umstimmung auswirkt. Es erwies sich, dass vor allem die Ausfüh-

rung der Laichbewegungen für die Umstimmung unerlässlich ist. Die Aufrechterhaltung der Brutpflegemotivation in der Behaltephase hängt ebenfalls von der Ausführung von Laichbewegungen ab. Es spielt keine Rolle, ob diese zur Eiablage führen oder nicht.

7) Durch Anbieten eigener und fremder Eier verschiedenen Alters wurde nachgewiesen, dass Weibchen mit voll ausgeprägter Brutpflegemotivation zwischen Eiern, die jünger als 2o-3o min sind, und älteren Eiern unterscheiden können, vorausgesetzt, dass sich in der Buccalhöhle bereits einige Eier befinden. Erstere werden ausnahmslos in das Maul aufgenommen, letztere nur in geringfügigem Ausmass. Die Unterscheidung der Altersstufen erfolgt beim Berühren der Eier mit den Lippen, geschieht also über taktile und/oder chemische Wahrnehmung.

VI. LITERATURVERZEICHNIS

APFELBACH, R. (1969): Vergleichend quantitative Untersuchungen des Fortpflanzungsverhaltens brutpflegemono- und dimorpher Tilapien (Pisces, Cichlidae). Z.Tierpsychol. 26, 692-725.

ARNOLD, M., KRIESTEN, K. u. PETERS, H.M. (1968): Die Haftorgane von Tilapia-Larven (Cichlidae, Teleostei). Histochemische und elektronenmikroskopische Untersuchungen. Z.Zellforsch. 91, 248-260.

BAERENDS, G.P. u. BAERENDS-VAN ROON, J.M. (1950): An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. Behaviour Suppl. I,

BARTMANN, W.-D. (1968): Die Maulbrutpflege bei Buntbarsch-Weibchen (Cichlidae, Teleostei) und ihre endokrinen Grundlagen. Diss.Frankfurt a.M.

BAUER, J. (1968): Vergleichende Untersuchungen zum Kontaktverhalten verschiedener Arten der Gattung Tilapia (Cichlidae, Pisces) und ihrer Bastarde. Z.Tierpsychol. 25, 22-70.

BRESTOWSKY, M. (1968): Vergleichende Untersuchungen zur Elternbindung von Tilapia-Jungfischen (Cichlidae, Pisces). Z.Tierpsychol. 25, 761-828.

DAMBACH, M. (1963): Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von Tilapia-Jungfischen (Cichlidae, Teleostei). Z.Tierpsychol. 20, 267-296.

DELIUS, J. (1969): A stochastic analysis of the maintenance behaviour of skylarks. Behaviour 33, 137-176.

EISNER, E. (1963): A quantitative study of parental behaviour in the bengalese finch. Behaviour 20, 134-206.

FIEDLER, K. (1964): Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung Crenilabrus (Labridae, Perciformes). Z.Tierpsychol. 21, 521-591.

------- - (1974): Hormonale Kontrolle des Verhaltens bei Fischen. Fortschr.Zool. 22, H.2/3, 268-309.

FISHELSON, L. (1966): Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei). Zool.Jb., Abt.Anat.u.Ontog. 83, 571-656.

FOWLER, H.W. (1934): Fishes obtained by Mr. H.W. Bell-Marley chiefly in Natal and Zululand in 1929 to 1932. Proc.Acad.Nat.Sci. Philadelphia, Vol.86, 405-514.

GOEDEL, W. (1974): Beiträge zur vergleichenden und funktionellen Anatomie des Kopfes von Tilapia (Cichlidae, Teleostei). Zool.Jb.Anat. 92, 220-274, 321-381.

HEILIGENBERG, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinktbewegungen bei einem Fisch. Z.vergl.Psychol. 47, 339-380.

HEINRICH, W. (1967): Untersuchungen zum Sexualverhalten in der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei) und bei Artbastarden. Z.Tierpsychol. 24, 684-754.

IERSEL, J.J.A. VAN (1953): An analysis of the parental behaviour of the male threespined stickleback. Behaviour, Suppl.3, 1-159.

KENDALL, M.G. and STUART, A. (1966): The advanced theory of statistics. Vol.3, design and analysis, and time series. Griffin, London.

KLOOT, W. VAN DER and MORSE, M.J. (1975): A stochastic analysis of the display behaviour of the red-breasted merganser (Mergus serrator). Behaviour 64, 181-216.

KRAFT, A. VON u. PETERS, H.M. (1963): Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei). Z.Zellforsch. 61, 434-485.

KRAMER, D.L. and LILEY, N.R. (1971): The role of spawning behaviour and stimuli from the eggs in the induction of a parental response in the blue gourami, Trichogaster trichopterus (Pisces, Belontiidae). Anim.Beh. 19, 87-92.

KRAMER, D.L. (1971): The induction of parental behaviour in the blue-gourami Trichogaster trichopterus (Pisces, Belontiidae). Ph.D.Thesis, University of British Columbia.

------ - - (1972): Parental behaviour in the blue-gourami Trichogaster trichopterus (Pisces, Belontiidae) and its induction during exposure to varying numbers of conspecific eggs. Behaviour 47, 14-32.

------ - - (1972): The role of androgens in the parental behaviour of the blue-gourami, Trichogaster trichopterus (Pisces, Belontiidae). Anim.Behav. 20, 798-807.

KÜHME, W. (1963): Chemisch ausgelöste Brutpflege- und Schwarmreaktionen bei Hemichromis bimaculatus (Pisces). Z.Tierpsychol. 20, 688-704

KUENZER, P. (1975): Analyse der auslösenden Reizsituation für die Anschwimm-, Eindring- und Fluchtreaktion junger Hemihaplochromis multicolor (Cichlidae). Z.Tierpsychol. 38, 505-545.

LOWE, R.H. (1959): Breeding behaviour patterns and ecological differences between Tilapia species and their significance for evolution within the genus Tilapia (Pisces, Cichlidae).
Proc.Zool.Soc.Lond. 132, 1-30.

MROWKA, W. (1973): Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten von maulbrütenden Cichliden (Pisces, Cichlidae) gegenüber ihrem Gelege.
Diplomarbeit, Fachbereich Biologie der Universität Tübingen.

MYERS, G.S. (1939): A possible method of evolution of oral brooding habits in cichlid fishes.
Stanford Ichthyol. Bull.1, 85-97.

MYRBERG, A.A. (1964): An analysis of the preferential care of eggs and young by adult cichlid fishes.
Z.Tierpsychol. 21, 53-98.

------- - - (1965): A descriptive analysis of the behaviour of the African cichlid fish, Pelmatochromis guentheri. Anim.Behav. 13, 312-329.

------- - - (1966): Parental recognition of young in cichlid fishes. Anim Behav. 14, 565-571.

------- - - (1975): The role of chemical and visual stimuli in the preferential discrimination of young by the cichlid fish Cichlasoma nigrofasciatum (Günther). Z.Tierpsychol. 37, 274-297.

NELSON, K. (1964): The temporal patterning of courtship behaviour in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae).
Behaviour 24, 90-146.

NOBLE, G.K. and CURTIS, B. (1939): The social behaviour of the jewel fish, Hemichromis bimaculatus Gill.
Am.Mus.nat.Hist. 76, 1-46

PETERS, H.M. (1937): Experimentelle Untersuchungen über die Brutpflege von Haplochromis multicolor, einem maulbrütenden Knochenfisch.
Z.Tierpsychol. 1, 201-248.

------ - - (1963): Eizahl, Eigewicht und Gelegeentwicklung in der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei). Int.Rev.Hydrobiol. 48, 547-576.

------ - - (1965): Über larvale Haftorgane bei Tilapia (Cichlidae, Teleostei) und ihre Rückbildung in der Evolution. Zool.Jb.Physiol. 71, 287-300.

PFLITTNER, H. (1974): Versuche zum Abstandsverhalten junger Tilapien (Cichlidae, Teleostei) in der Phase der Elternbindung.
Diss. Universität Tübingen.

REINBOTH, R. (1956): Untersuchungen zur Maulbrutpflege von Haplochromis multicolor (Hilgendorf). Zool.Jb. (Pysiol.) 66, 217-272.

SCHULTZE, E. (1975): Experimentelle Untersuchungen zum Brutpflegeverhalten substratbrütender Cichliden (Hemichromis bimaculatus, Cichlasoma nigrofasciatum). Diplomarbeit, Universität Tübingen.

SEITZ, A. (1940): Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei Astatotilapia strigigena Pfeffer. Z.Tierpsychol. 4, 40-84

SEVENSTER, P. (1961): A causal analysis of a displacement activity (fanning in Gasterosteus aculeatus). Behaviour Supp. 9, 1-170.

SIEGEL, S. (1956): Non-parametric statisics for the behavioural sciences. - New York.

SLATER, P. and OLLASON, J. (1972): The temporal pattern of behaviour in isolated male zebra finches: Transition analysis. Behaviour 42, 248-269.

WEBER, P.G. (1970): Visual aspects of egg care behaviour in Cichlasoma nigrofasciatum (Günther). AnimBehav. 18, 688-699.

WICKLER, W. (1962): Eiattrappen und Maulbrüten bei afrikanischen Cichliden. Z.Tierpsychol. 19, 129.164.

------- - (1963): Zur Klassifikation der Cichlidae, am Beispiel der Gattungen Tropheus, Petrochromis, Haplochromis und Hemihaplochromis n.gen. (Pisces, Perciformes).
Senckenbergiana biologica 44, 83-96.

WIEPKEMA, P.R. (1961): An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (Rhodeus amarus Bloch). Arch.Néerl.Zool. 14, 103-199.

Lebenslauf

Familienname, Vorname:	Mrowka, Wolfgang
Geburtstag, Geburtsort:	8.9.1949 in Regensburg
Eltern:	Siegfried Mrowka, Lehrer (gest.) Hildegard Mrowka, geb.Schwanitz, Hausfrau
Schulausbildung:	
1956 - 1960	Grundschule in Sulz am Neckar
1960 - 1968	Progymnasium Sulz und Gymnasium Horb Abitur am 7.6.1968
Studium:	
WS 1968/69 - SS 1970	Universität Tübingen (Biologiediplom, Grundstudium)
1970 - 1972	Université Paris-Sud, Centre d'Orsay (Hauptstudium)
1972 - 1977	Universität Tübingen (Diplomarbeit, Dissertation)
Prüfungen:	
29. 7. 1970	Vordiplom (Tübingen)
12. 7. 1972	Maîtrise es-Sciences (Paris-Sud)
3. 1. 1974	Diplomarbeit (Tübingen)
Bemerkungen:	
1974 - 1977	Anfertigung der Dissertation "Experimentelle Analyse des Verhaltens des Kleinen Maulbrüters Pseudocrenilabrus multicolor (Cichlidae, Pisces) beim Laichakt" unter der Anleitung von Professor Dr. H.-M. Peters am Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie, Abteilung für Verhaltensphysiologie.

Wolfgang Mrowka

Meine akademischen Lehrer waren:

Apfelbach, Beaumont, Benoit, Bergerard, Chevallier, Coraboeuf, Grell, Harder, Kulzer, Mickoleit, Möhres, Peters, Pfeiffer, Roffi, Schmidt-Koenig in Zoologie und Zoophysiologie,

Bünning, Mägdefrau, Schwemmle, Zetsche in Botanik,

Clauser, Keil, Leberre, Lederer, Tonnelat, Weitzel in Biochemie,

Mounolou, Rizet, Seyffert, Vigier in Genetik.